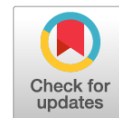


DOI: <https://doi.org/10.17816/ecogen623901>

Обзорная статья



# Особенности роста растяжением клеток колеоптилей злаков в норме и при затоплении

А.А. Кирпичникова<sup>1</sup>, Г.Р. Кудоярова<sup>1,2</sup>, В.В. Емельянов<sup>1</sup>, М.Ф. Шишова<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия;

<sup>2</sup> Уфимский институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, Уфа, Россия

## АННОТАЦИЯ

В обзоре рассмотрены современные представления о механизмах реализации начальных этапов роста растяжением растительных клеток на примере клеток колеоптилей — ювенильных органов проростков злаков. Рост растяжением колеоптилей расценивается как защитный морфофизиологический этап развития проростка при подземном прорастании. Рассмотрены такие молекулярные механизмы роста растяжением, как изменение свойств клеточной стенки, активация протонных насосов, а также аквапоринов плазмалеммы и тонопласта. Особое внимание уделено гормональной системе регуляции роста растяжением, в том числе ауксину и этилену. На примере колеоптилей риса — полуводного растения, толерантного к недостатку кислорода, — продемонстрировано, что в условиях затопления механизмы роста в значительной степени меняются, однако полностью обеспечивают рост клеток растяжением. Происходит также перераспределение значимости между фитогормонами. Приведенные в обзоре данные указывают на необходимость продолжения исследований механизмов роста растяжением в норме и в стрессовых условиях.

**Ключевые слова:** затопление; колеоптиль; рост растяжением; рис (*Oryza sativa* L.).

## Как цитировать

Кирпичникова А.А., Кудоярова Г.Р., Емельянов В.В., Шишова М.Ф. Особенности роста растяжением клеток колеоптилей злаков в норме и при затоплении // Экологическая генетика. 2023. Т. 21. № 4. С. 401–417. DOI: <https://doi.org/10.17816/ecogen623901>

DOI: <https://doi.org/10.17816/ecogen623901>

Review Article

# The peculiarities of cell elongation growth of cereal coleoptiles under normal and flooding conditions

Anastasia A. Kirpichnikova<sup>1</sup>, Guzel R. Kudoyarova<sup>1, 2</sup>,  
Vladislav V. Yemelyanov<sup>1</sup>, Maria F. Shishova<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia;

<sup>2</sup> Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Science Center of the Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia

## ABSTRACT

The review examines modern knowledge on the mechanisms of the early stages of plant cell elongation growth. Coleoptiles are used as a model object representing juvenile organs of cereal seedlings. Elongation growth is considered to be a protective morphophysiological stage of seedling development during hypogeal germination. The molecular mechanisms of elongation growth include: changes in the properties of the cell wall, activation of proton pumps, as well as aquaporins of plasma membrane and tonoplast. Particular attention is paid to the hormonal system of regulation, including auxin and ethylene. Coleoptiles of rice, a semi-aquatic plant tolerant to oxygen deficiency, demonstrate that the mechanisms of elongation growth are changing intensively under submergence, but they completely ensure cell growth. There is also a redistribution of importance and abundance between phytohormones. The data presented in the review indicate the necessity to continue investigations on the mechanisms of elongation growth under normal and stress conditions.

**Keywords:** submergence; coleoptile; elongation growth; rice (*Oryza sativa* L.).

## To cite this article

Kirpichnikova AA, Kudoyarova GR, Yemelyanov VV, Shishova MF. The peculiarities of cell elongation growth of cereal coleoptiles under normal and flooding conditions. *Ecological genetics*. 2023;21(4):401–417. DOI: <https://doi.org/10.17816/ecogen623901>

Received: 07.11.2023

Accepted: 05.12.2023

Published: 24.01.2024

## ВВЕДЕНИЕ

Рост растяжением — это уникальный этап развития растительных клеток. Под этим термином подразумевают многократное необратимое увеличение размеров клетки, преимущественно вдоль вертикальной оси. Интенсивность этого удлинения может быть десяти- и даже тысячекратной [1, 2]. Высказано предположение, что в ходе эволюции растений данный тип роста возник достаточно рано, на этапе развития водорослей, и представляет собой своего рода компенсаторный механизм прикрепленного образа жизни в условиях необходимости постоянного движения к источникам питания, таким как свет, вода, минеральные элементы и др. [3]. Усложнение строения и появление разнообразных систем регуляции на уровне целого организма привели к подчинению интенсивности роста различных органов, а также возможности изменения ростовых процессов при действии факторов окружающей среды [4]. Отметим, что у высших растений наиболее интенсивно рост растяжением проявляется в зонах, прилежащих к меристемам, и способность к нему у клеток сохраняется в течение достаточно ограниченного интервала времени. Тем не менее за счет постоянно функционирующих меристем рост растяжением сохраняется у растительных организмов на протяжении всего онтогенеза. Посредством этого механизма осуществляется увеличение осевых и боковых органов. Неравная интенсивность роста растяжением лежит в основе тропизмов — ответных ростовых реакций растений на односторонние воздействия разнообразных факторов среды обитания.

Наиболее ярко этот процесс прослеживается на примере роста осевых органов проростка, особенно на этапе прорастания и последующего периода формирования первых настоящих листьев, ответственных за процессы фотосинтеза. Особенно велико значение роста растяжением в ходе ювенильного развития проростка в этиолированных (в отсутствие света) условиях. При заглубленном прорастании он позволяет преодолеть проростку слой почвы и достичь света — основного источника энергии фотосинтезирующих организмов.

История изучения механизмов роста растяжением насчитывает уже не одно столетие. Считается, что интерес к этому процессу впервые был отмечен в работе Чарльза и Фрэнсиса Дарвинов «The Power of Movement in Plants» [5]. Именно в этой работе колеоптиль — ювенильные органы проростков злаков — были использованы в качестве модельного объекта для выявления этих механизмов. За столь длительный период накоплен огромный массив данных, свидетельствующий о многоэтапном характере реализации, а также многоуровневой системе регуляции этого типа роста клеток разных органов и тканей, а также у разных видов растений. Убедительно показано, что интенсивность роста растяжением может меняться при действии различных стрессоров. Тем не менее при всем богатстве экспериментальных результатов мы еще очень

далеки от детального понимания универсальных механизмов, лежащих в основе этого процесса.

Данный обзор предлагает сравнительный анализ основных механизмов реализации роста растяжением в норме и при действии такого стрессового фактора, как недостаток кислорода на примере колеоптилей злаков.

## МЕХАНИЗМЫ РОСТА РАСТЯЖЕНИЕМ В КЛЕТКАХ КОЛЕОПТИЛЕЙ

Колеоптиль злаков представляет собой ювенильный орган ограниченного во времени развития, основное значение которого заключается в защите настоящего листа при прорастании. Он имеет цилиндрическую форму, в его строении выделяют два вертикальных проводящих пучка. Во внешних клетках эпидермиса могут формироваться хлоропласты, тогда как внутренние слои клеток характеризуются крупными амилопластами [6]. Рост колеоптиля прекращается при достижении поверхности почвы и восприимчивости к свету [7]. При этом наблюдается «прорыв» верхушки этого органа, в которой иницируется программа клеточной смерти [8]. В обычных условиях уже к четвертому дню развития колеоптиль заканчивают свою морфофизиологическую программу развития [9, 10].

Считается, что проростки, характеризующиеся более длинными колеоптилями, обладают рядом преимуществ. При этом обеспечивается прорастание семян в более глубоких слоях почвы, что предотвращает негативное действие колебания температур, недостатка влаги или даже действия гербицидов и грызунов, характерное при поверхностном прорастании [11–13]. Однако сравнительный анализ роста колеоптилей в нормальных условиях не позволяет однозначно оценить такие параметры, как устойчивость и конечная продуктивность растений [14, 15]. По-видимому, зависимость проявляется только при условии действия стрессового фактора.

Тем самым рост растяжением клеток колеоптилей представляет собой сложный процесс, в котором участвуют практически все их компартменты (вакуоль, аппарат Гольджи, эндоплазматический ретикулум, клеточная стенка и др.). Интенсивность роста растяжением регулируется на транскрипционном и посттранскрипционном уровнях [16, 17] и находится под контролем огромного числа внешних факторов.

## РОЛЬ КЛЕТОЧНОЙ СТЕНКИ

Рассмотрение роста растяжением невозможно без учета динамических процессов, происходящих в клеточных стенках [18–20]. Их значение опосредовано ролью экзоскелета, обеспечивающего поддержание формы клеток и защиту внутриклеточных компартментов от биологических, химических и физических повреждений. Эти структуры обладают двумя взаимоисключающими свойствами: жесткостью для обеспечения защиты клетки,

а также растяжимостью для возможности поддержания роста, обусловленного тургорным давлением [1, 2]. Клеточные стенки имеют многокомпонентный профиль, который в значительной степени меняется в зависимости от вида растения и стадии развития [21, 22]. Целлюлозные микрофибриллы представляют собой самые крупные полисахариды клеточной стенки. Именно их расположение определяет направленность роста растяжением. Они взаимодействуют с молекулами ксиланоглюканов и пектиновых веществ. Такой тип (I) клеточных стенок характерен для двудольных растений [2]. Особое значение для роста растяжением имеют  $\alpha$ -экспансины — группа небольших белков, обладающих способностью модифицировать связи между молекулами ксиланоглюкана и целлюлозы [23]. Механизм этого процесса до сих пор неясен, так как сами  $\alpha$ -экспансины не обладают собственной ферментной активностью. Тем не менее в условиях *in vitro* экспансины инициировали 100-кратное удлинение клеток табака [1].

В отличие от двудольных растений, первичные клеточные стенки злаков, изученные преимущественно на примере клеток корня, отличаются особым составом нецеллюлозных полисахаридов, что позволило их выделить в особый тип — II [2]. Лидирующее место в их структуре занимают глюкуроноарабиноксилан и глюкан со смешанным типом связей. Следует полагать, что и в механизме преобразования клеточной стенки в ходе роста растяжением у злаков может проявиться целый ряд особенностей этого процесса по сравнению с другими цветковыми. Показано, что усиление роста согласуется с накоплением глюкана со смешанным типом связей, выполняющего функцию пектинов из клеточной стенки типа I [24]. Аналогично повышается содержание и глюкуроноарабиноксилана — связующего гликана первичных клеточных стенок злаков, а также меняется его доменная организация [25]. Исследования последних лет показывают, что изменение свойств клеточной стенки в ходе роста растяжением сопровождается усилением экспрессии достаточно обширной группы генов. До 40 % этой группы составляют гены экспансинов и ксиланоглюканэндотрансгликозилаз, а также гликозилтрансфераз, пероксидаз и ферментов синтеза компонентов клеточной стенки [2, 7]. В ходе роста растяжением значительным изменениям подвергаются и белковые профили клеточных стенок [26, 27].

Несмотря на проведение исследований с применением самых современных методов, процессы, происходящие в клеточных стенках колеоптилей, в большинстве своем еще очень далеки от окончательной расшивки и требуют дальнейшего анализа.

## ВАКУОЛИЗАЦИЯ И РОЛЬ АКВАПОРИНОВ

Движущей силой роста является тургорное давление, обусловленное преимущественно внутренним осмотическим давлением в вакуолярной системе [28]. Величина

последнего в растительных клетках обычно составляет от 5 до 10 атмосфер и уравнивается механическими свойствами клеточных стенок [1, 29]. Накопление в вакуоли осмотически активных ионов и метаболитов, таких как сахара, органические и аминокислоты, ионы  $K^+$  и другие соединения, является основой поглощения воды. Мембранный потенциал, обеспечивающий транспорт этих соединений через тонопласт, создают две протонные помпы —  $H^+$ -пирофосфатаза и  $H^+$ -АТФаза [30].

Вследствие разрыхления клеточной стенки и сохранения осмотического потенциала происходит интенсивное поглощение воды вакуолями. Высказана точка зрения, что изменение свойств клеточной стенки может быть воспринято как сигнал, который детектируется рецептор-подобной киназой (LRX/FER) и приводит в дальнейшем к значительному увеличению центральной вакуоли [31]. Еще одним сопрягающим фактором между размерами клетки и вакуоли могут служить белки семейства NET (Networked), которые обладают способностью взаимодействовать с филаментами актина и мембранами [32]. Мутанты по *NET4A* в значительной степени изменяли интенсивность вакуолизации клеток в ходе роста растяжением [33].

Не вызывает сомнений, что резкое увеличение вакуоли сопровождается интенсивным потоком воды внутрь этого компартмента. Вода может проникать через клеточные мембраны непосредственно через фосфолипидный бислой [34]. Однако показано, что в этом процессе преимущественно принимают участие аквапорины — трансмембранные белки, отвечающие за транспорт воды [35, 36]. Интенсивная работа аквапоринов выявлена в составе плазмалеммы (PIP, plasma membrane intrinsic proteins) и тонопласта (TIP, tonoplast intrinsic proteins) [30, 36]. Это согласуется с данными об изменении гидравлической проводимости биологических мембран растений при модуляции количества аквапоринов, полученными с помощью молекулярно-генетических методов [37, 38]. К сожалению, данные о вкладе аквапоринов в рост растяжением клеток колеоптилей злаковых в доступной литературе отсутствуют. Однако косвенно такой вклад подтверждается их участием в росте органов взрослого растения [39]. Например, была отмечена различная динамика экспрессии генов *ZmTIPs* по сравнению с *ZmPIPs* на этапе после прорастания [40], что может свидетельствовать о неравной представленности аквапоринов в плазмалемме и тонопласте в ходе удлинения клеток.

Таким образом, общее увеличение внешних размеров клетки в ходе роста растяжением колеоптилей сопровождается интенсивной вакуолизацией за счет увеличения гидростатической проницаемости ряда клеточных мембран.

## РОЛЬ ПРОТОННЫХ НАСОСОВ

Столь интенсивные внутриклеточные изменения, происходящие в клетке при осуществлении роста растяжением, ярко демонстрируют значение систем

гомеостатирования, к числу которых относят систему рН-стата. Она представляет собой сочетание элементов буферной емкости цитоплазмы и активности нескольких протонных помп, локализованных на плазмалемме и тонопласте [41]. Следует отметить возобновление дискуссии о роли протонов в качестве независимого сигнала или вторичного посредника при восприятии целого ряда факторов [42]. Изменения рН могут быть различными по величине градиента и отличаться динамикой содержания ионов водорода в трех важнейших компартментах: апопласте, цитозоле и вакуоли. Роль закисления апопласта в ходе роста корней была еще раз подтверждена в исследованиях 2023 г. [43]. Механизм этого закисления тесно связан с активацией работы  $H^+$ -АТФазы плазмалеммы, и, следовательно, его можно рассматривать в качестве ключевого при определении рН градиента между апопластом и цитоплазмой. Дальнейший этап роста растяжением непосредственно связан с процессами, происходящими уже на границе цитозоль/вакуоль, активацией протонных насосов тонопласта, к которым относят  $H^+$ -АТФазу и  $H^+$ -ПФазу (протонная пирофосфатаза). Именно эти три транспортера/фермента и составляют основу динамического рН-статирования растительной клетки. Рассмотрим основные свойства этих помп.

### Роль $H^+$ -АТФазы плазмалеммы

$H^+$ -АТФазу плазмалеммы относят к семейству АТФаз Р-типа, характеризующихся образованием фосфорилированного интермедиата [30]. Она представлена одним белком (100 кДа). В составе фермента принято выделять 10 трансмембранных доменов, которые предположительно составляют 20 % белка. Меньшая часть белка обращена в апопласт (10 %). Существенная доля белка локализована в цитоплазме (70 %), что указывает на значение именно цитоплазматической посттрансляционной регуляции этого фермента [44].  $H^+$ -АТФаза плазмалеммы растительных клеток имеет более удлинённый С-конец, который выполняет регуляторную автоингибиторную функцию и может приводить к восьмикратному увеличению потребности в АТФ при сохранении числа транспортируемых ионов водорода [45]. У сосудистых растений, в том числе злаков,  $H^+$ -АТФаза плазмалеммы кодируется мультигенным семейством, в котором принято выделять 5 подсемейств [46, 47]. К сожалению, до сих пор не получено данных об изменении экспрессии генов, кодирующих  $H^+$ -АТФазу плазмалеммы в ходе роста растяжением. Предполагают, что основные регуляторные процессы связаны именно с посттрансляционной регуляцией [48, 30]. К числу наиболее активных механизмов относят фосфорилирование/дефосфорилирование аминокислотных остатков на С-конце, особенно остатка Thr947. Наличие фосфатной группы обеспечивает связывание с 14-3-3-белками и последующее снижение автоингибирования [49].

В то же время, до сих пор не опровергнута идея, согласно которой активность  $H^+$ -АТФазы плазмалеммы

в ходе роста растяжением в клетках колеоптилей опосредована изменением числа молекул фермента в составе мембраны [50]. Ряд данных свидетельствует о нелинейном изменении активности  $H^+$ -помпы плазмалеммы [51–53]. Однако проведение сравнительного анализа генов, кодирующих  $H^+$ -АТФазу плазмалеммы, в процессе роста растяжением могло бы расширить наши представления о механизмах регуляции данного фермента/транспортера.

### Роль $H^+$ -АТФазы тонопласта

Вакуолярная  $H^+$ -АТФаза, обеспечивающая генерацию протонного градиента на тонопласте, представляет собой АТФазу V-типа и имеет гомологию с АТФазами F-типа (АТФ-синтазами) хлоропластов и митохондрий [54]. Она представлена двумя доменами: периферическим надмембранным ( $V_1$ ) и мембранным интегральным ( $V_0$ ) [30, 55]. Суммарная масса комплекса составляет около 800 кДа [56]. Гены, кодирующие вакуолярную  $H^+$ -АТФазу, идентифицированы во всех секвенированных к настоящему времени растительных геномах. Кодирование субъединиц вакуолярной  $H^+$ -АТФазы может осуществляться как одиночными генами, так и генными семействами. Филогенетический анализ позволяет сделать вывод, что различные субъединицы V-АТФазы, являясь структурными частями одного белка, эволюционировали по-разному [57, 58]. Выявлено наличие родо- или даже видоспецифичной специализации изоформ субъединиц V-АТФазы [59], что предполагает наличие механизмов регуляции активности фермента за счет изменения субъединичного состава ферментного комплекса [60]. Изменение активности фермента зарегистрировано при фосфорилировании субъединиц и дальнейшем взаимодействии с 14-3-3-белками, что указывает на сложную систему посттрансляционной регуляции [61].

Активность вакуолярной  $H^+$ -АТФазы зависит от большого числа факторов окружающей среды, поэтому для V-АТФазы высших растений было предложено особое название — «эко-фермент» [30, 62]. Ряд данных, хотя и весьма ограниченный, подтверждает значимость этого ферментного комплекса и в ходе онтогенеза растительной клетки, в том числе роста растяжением [59]. Изменение функциональной активности V-АТФазы в ходе роста растяжением было показано на примере клеток колеоптилей кукурузы [53]. С использованием протеомного анализа было установлено динамическое снижение количества субъединицы E при остановке роста колеоптиля в ходе этиолированного развития [5].

### Роль $H^+$ -пирофосфатазы тонопласта

В заключение рассмотрим свойства и функции еще одной протонной помпы тонопласта —  $H^+$ -V-ПФазы, используемой для генерации протонного градиента энергию пирофосфата [63, 64]. Данные последних лет однозначно указывают на физиологическое значение  $H^+$ -V-ПФазы [65–67]. Анализ эволюции показал расширение семейства

генов, кодирующих  $H^+$ -АТФазу у покрытосеменных за счет увеличения копияности [68]. Расширение числа представителей генного семейства, безусловно, ставит вопрос о специфичности их экспрессии в разных тканях и клетках в зависимости от действия различных факторов. Так, показано, что белковая молекула  $H^+$ -АТФазы образует розетку из 16 трансмембранных спиралей. Оба конца молекулы фермента (как N-, так и C-терминальные области) обращены в вакуоль, а активная форма представлена гомодимером [69]. Для пиродифосфатазы характерна посттрансляционная модификация, в том числе с участием 14-3-3-белков [70].

V-АТФаза присутствует в большинстве растительных тканей и клеток, однако количество этого фермента варьирует в зависимости от ткани [71]. Сообщалось о высоком накоплении мРНК и белка V-АТФазы в апикальных меристемах побега и примордиях листьев, клетки которых характеризуются высоким уровнем пиродифосфата. Показано также, что количество V-АТФазы в пересчете на белок вакуольной мембраны в 3-суточных семядолях арабидопсиса было вдвое больше, чем в 10-суточных. Аналогично, наиболее высокая транспортная активность этого фермента была продемонстрирована в самых молодых, 3-суточных колеоптилях кукурузы [53].

Подводя краткий итог, следует отметить, что все перечисленные протонные помпы отвечают за генерацию электрохимического градиента ионов водорода на плазмалемме и тонопласте, обеспечивающего поступление осмотиков в клетку и вакуоль. Целый спектр косвенных данных указывают на то, что  $H^+$ -помпы принимают участие в регуляции интенсивности ростовых процессов, в том числе роста растяжением клеток злаков. Так, работа  $H^+$ -АТФазы плазмалеммы обеспечивает закисление клеточной стенки, способствуя увеличению эластичности последней. Однако данных такого рода слишком мало, чтобы сделать вывод о возможном перераспределении значимости этих трех помп в ходе роста растяжением.

## РОЛЬ ГОРМОНАЛЬНОЙ РЕГУЛЯЦИИ

Приведенные выше данные неоспоримо свидетельствуют не только о вовлечении в реализацию роста растяжением самых разных компонентов клетки, но и согласованности процессов, происходящих на уровне ткани/органа/организма. Накоплено достаточно большое число экспериментальных результатов, указывающих на роль гормональной системы в реализации роста растяжением, что позволяет предположить не только действие отдельных фитогормонов, но и наличие кросс-регуляции. Уже длительное время известно, что рост растяжением регулируется такими гормонами, как гибберелины, брассиностероиды, абсцизовая кислота и др. [72–74]. Тем не менее необходимо признать особое значение двух фитогормонов в управлении ростом растяжением колеоптилей — это ауксин и этилен.

## Ауксин

В 70-х годах прошлого столетия сформировалась точка зрения о способности фитогормона ауксина индуцировать рост растяжением клеток колеоптилей злаков [3, 75]. Она легла в основу теории «кислого роста». Учитывая современные представления, эту теорию кратко можно представить следующей цепью событий. Начинается она с активации  $H^+$ -АТФазы плазмалеммы, в результате чего происходит закисление клеточной стенки. Это, в свою очередь, приводит к активации работы целого ряда белков клеточной стенки: ксиланглюканэндотрансгликозилазы/гидролазы (XTHs) [76], ингибиторов пектинметилэстераз (PMEIs) [77] и экспансинов [78]. Увеличение концентрации протонов и работа этих белков ослабляет взаимодействие между полисахаридами в клеточной стенке, приводя к увеличению расстояния между микрофибриллами целлюлозы. В ряде случаев снижение pH апопласта может достигать 4,0 [79]. Усиление работы протонного насоса приводит к изменению мембранного потенциала, а следовательно, к активации целого ряда ионных каналов, в том числе для ионов  $K^+$  [80]. В результате в клетку поступают осмотически активные вещества. На следующем этапе происходит синтез новых микрофибрилл целлюлозы и синтез/секреция полисахаридов и белков матрикса клеточной стенки и компонентов клеточной мембраны, совокупно заполняющих увеличивающуюся поверхность клетки. Движущую силу роста растяжением создают протонные насосы клетки, а направление определяет ориентация микрофибрилл целлюлозы.

До сих пор остается открытым вопрос о механизме активации ауксином работы  $H^+$ -АТФазы плазмалеммы при внесении ауксина. Фитогормон, попадая в клетки, рецептируется с участием F-Box белка TIR1/AFB [81]. Это приводит к быстрой деградации Aux/IAA белков и высвобождению транскрипционных факторов семейства ARF, что приводит к быстрой активации нескольких групп генов ауксин-специфичного ответа [82]. Однако транскрипционной активации генов  $H^+$ -АТФазы плазмалеммы не было выявлено. Общепринятой в настоящее время считается точка зрения о роли фосфорилирования в механизме гормональной активации  $H^+$ -АТФазы плазмалеммы [83]. Показано, что ауксин инициирует активность белка семейства SAUR, для которого характерно ингибирующее действие по отношению к PP2C.D-фосфатазе [84], что и приводит к возрастанию ауксин-специфичного фосфорилирования. Еще один механизм действия гормона может быть опосредован активацией ауксином киназы (ТМК1), способной непосредственно фосфорилировать Thr947, что и приводит к активации  $H^+$ -АТФазы плазмалеммы и закислению апопласта [85].

В то же время, все еще актуальной остается точка зрения о повышении протон-транспортующей активности  $H^+$ -АТФазы плазмалеммы за счет увеличения ее количества в составе мембранных белков в результате изменения интенсивности экзо- и эндоцитоза [50]. В реализации

этого пути могут принимать участие ауксин-связывающий белок 1 (ABP1), ионы  $Ca^{2+}$  и белки семейства SNARE [86–88].

Дальнейшие события можно представить как ауксин-индуцируемое увеличение эластичности клеточной стенки и вакуолизацию клетки за счет интенсивного поглощения воды [31].

### Этилен

Фактически противоположный эффект на удлинение колеоптилей и проростков в целом оказывает фитогормон этилен. Хорошо известно, что он вызывает специфические морфологические изменения, которые принято называть «тройной реакцией»: укорочение, утолщение и изгиб, что увеличивает механические свойства проростка при прорастании через почвенные слои [89]. С использованием этой реакции на модельном объекте — проростках арабидопсиса — была расшифрована основополагающая последовательность рецепторно-трансдукционного каскада этого фитогормона [90]. Прямо противоположный процесс наблюдается при действии этилена на рост проростков риса — в этом случае регистрируется значительное удлинение таких ювенильных органов, как колеоптиль и мезокотиль [91]. Данный феномен позволяет предположить, что в колеоптилях риса может существовать иной механизм регуляции роста растяжением под действием этилена.

Показано, что в колеоптилях риса этилен способствует удлинению клеток и ингибирует их расширение. В итоге колеоптиль становится более длинным и тонким. Его удлинение выталкивает кончик побега над поверхностью почвы, а более тонкая верхушка ювенильного органа уменьшает механическое сопротивление, когда проростки выходят из почвы. Накопление двух белков этиленового каскада (OsEIL1 и OsEIL2), специфичных для проростков риса, приводит к активации экспрессии генов, участвующих в детоксикации активных форм кислорода [91]. Полагают, что эти формы при действии этилена преимущественно накапливаются именно в верхушечной области ювенильного органа. Высказано предположение, что при этом меняются свойства клеточной стенки, так как меняется интенсивность экспрессии семейства генов, кодирующих экспансины и пероксидазы, в том числе локализованные в клеточной стенке [91].

К сожалению, сведения о возможной активации протонных помп при действии этилена на удлинение клеток колеоптилей отсутствует. Тем не менее в литературных источниках представлен ряд косвенных данных, которые указывают на возможность регуляции экспрессии генов, кодирующих субъединицы вакуолярной  $H^+$ -АТФазы [30]. Один из механизмов влияния на степень вакуолизации может состоять в том, что этилен тормозит накопление в вакуолях органических кислот, то есть вызывает изменение баланса осмотически активных соединений [92]. Наряду с этим показано возможное ингибирующее

действие этилена на активность аквапоринов тонопласта [93]. Однако, принимая во внимание то, что действие этилена на клетки колеоптилей отличается от такового на клетки других органов, требуется проведение исследований, которые могли бы выявить этилен-опосредованное участие перечисленных белков в реализации механизма роста растяжением именно в колеоптилях.

## РОЛЬ СТРЕССОВЫХ ФАКТОРОВ

Действие внешних стрессовых факторов на рост растяжением достаточно разнообразно. Так, интенсивный рост растяжением клеток колеоптилей и мезокотилей проростков кукурузы регистрируется при этиоляции. Напротив, действие света приводит к быстрому ингибированию роста растяжением, причем эффект этот зависит от спектрального состава стимула. Показано, что действие синего света было более интенсивным по сравнению с красным [7]. Способностью регулировать интенсивность роста растяжением обладали и такие стрессовые факторы, как тяжелые металлы, засуха, засоление и др. [94–96].

Тем самым внешние факторы преимущественно вызывают ингибирование роста колеоптилей, однако отмечают и обратный процесс. В качестве примера такового может служить прорастание и первичный этап роста риса (*Oryza sativa* L.) — представителя группы полуводных растений, способный прорасти с глубины до 35 см [97].

### Недостаток кислорода

В условиях затопления резко снижается доступность кислорода, что приводит к существенной смене физиологических и биохимических процессов, регистрируемых в проростках [36, 98]. Неоднократно показано, что при таком типе прорастания (гипо- или аноксическом, в зависимости от длительности действия затопления) прорастание заключается в интенсивном росте колеоптиля при практически полном прекращении роста листа и корня [99]. Резкое ускорение роста побегов (в том числе колеоптилей) относится к одной из стратегий адаптации растений к недостатку кислорода, а именно стратегии избегания (low-oxygen escape syndrome, LOES).

Получен ряд данных, что у устойчивых к затоплению сортов риса наблюдается более интенсивный рост растяжением клеток колеоптилей, результатом которого является более быстрое достижение аэробной среды и тем самым снабжение кислородом всего проростка [15, 100, 101]. Следует отметить, что программа развития колеоптилей при затоплении резко отличается от таковой в нормальных условиях (см. выше). Отмечается, что в этих условиях замедляется программа старения, но усиливается рост растяжением [9]. Гипотеза о роли колеоптиля как «дыхательной трубки для плавания — шноркеля», которая была предложена еще в 1970-е годы [102], недавно получила целый ряд подтверждений [103]. Показано, что при затоплении колеоптиль риса могут удлиняться

на 6–12 мм за 24 ч [10]. Интенсивный рост растяжением продемонстрирован для клеток нижней трети coleoptилей риса, тогда как этот показатель значительно тормозился около верхушки [104]. Причем этот эффект усиливался с возрастом, но практически отсутствовал у молодых, только начинающих развитие проростков, в которых рост растяжением протекал почти с одинаковой интенсивностью по всей длине coleoptиля. В связи с этим не удивительно, что профиль транскрипции существенно отличался между этими двумя зонами coleoptиля, а также у проростков разного возраста. Генетическое картирование (genetic mapping analyses) выявило несколько (от 4 до 13) локусов количественных признаков (quantitative trait loci, QTL), ассоциированных с развитием проростков риса при затоплении [105].

Показано, что процесс роста растяжением в условиях затопления сопровождался усилением экспрессии генов, кодирующих экспансины *EXPA7* и *EXPA12*, а также генов, кодирующих пектинэстеразы [104, 106, 107]. Изменение уровня экспансинов, безусловно, оказывало влияние на состояние клеточной стенки при недостатке кислорода. Не меньшее значение может иметь и активация растворимых пероксидаз в условиях затопления [108]. Перечисленные данные указывают на механизмы, повышающие эластичность клеточной стенки. Тем не менее в условиях нормоксии основополагающим механизмом является закисление, достигаемое за счет активации работы  $H^+$ -АТФазы плазмалеммы. Может ли этот механизм быть реализован в coleoptилях риса при затоплении, остается под вопросом, так как недостаток кислорода приводит к сильному энергетическому голоданию и, следовательно, к лимитации АТФ, энергетического субстрата для работы протонной помпы плазмалеммы [9, 10, 104]. Для объяснения необходимого закисления клеточных стенок был предложен иной механизм. Удлинение клеток coleoptилей возрастало в 8–16 раз при использовании растворов, насыщенных  $CO_2$  [109]. Однако и этот механизм требует дополнительного подтверждения, так как образующийся в ходе спиртового брожения  $CO_2$  в значительной степени выделяется из растительных тканей в окружающую среду [98]. Снижение уровня АТФ в клетках coleoptилей при прорастании в условиях затопления рассматривается в качестве одной из причин снижения активности  $H^+$ -АТФазы не только на плазмалемме, но и на тонопласте. В то же время накопление лактата в результате активации молочнокислого брожения приводит к закислению цитоплазмы [98], а это, в свою очередь, напротив, будет инициировать активацию этих протонных насосов [110, 111]. Тем самым может наблюдаться очень динамичное изменение активности  $H^+$ -АТФаз, которое способно модифицироваться и активностью киназ/фосфатаз, отвечающих за фосфорилирование автоингибирующего домена  $H^+$ -АТФазы плазмалеммы, и субъединиц  $H^+$ -АТФазы тонопласта. В то же время активация анаэробического метаболизма связана с усилением работы ряда

ферментов, включая пируватотфосфаткиназу (PPDK), в результате чего происходит накопление пирофосфата. Следовательно, можно предполагать активацию работы  $H^+$ -V-ПФазы. Следует отметить, что энергия гидролиза пирофосфата составляет приблизительно 60 % энергии гидролиза АТФ [112]. В аэробно-выращенных проростках риса дефицит кислорода приводил к активации  $H^+$ -V-ПФазы и стимуляции экспрессии генов, ее кодирующих [113]. В результате клетки получают возможность решения целого ряда проблем: выравнивание уровня рН цитозоля, генерация электрохимического потенциала на тонопласте, восстановление транспортной активности осмолитов внутрь вакуоли и создание необходимой движущей силы для транспорта воды [67]. К сожалению, прямых литературных данных об изменении роли аквапоринов при росте растяжением клеток coleoptилей риса мы не обнаружили, а данные о роли аквапоринов в других растущих органах проростков весьма противоречивы [36]. Отметим, что гены, кодирующие  $H^+$ -помпы и аквапорины, не входят в состав выявленных QTLs, связанных с ростом coleoptиля, следовательно, возможны иные механизмы, лежащие в основе регуляции роста растяжением в условиях затопления.

В связи с этим хотелось бы привести результаты анализа недавно проведенного масштабного исследования промотерной области генов, участвующих в обеспечении прорастания и роста coleoptилей проростков риса. Выявлены представители нескольких семейств транскрипционных факторов: MYB, bZIP, AP2/ERF, ARF, WRKY, ZnF, MADS-box, NAC, AS2, DOF, E2F, ARR-B и HSF [114]. Показано, что они участвуют в регуляции процессов деления, роста растяжением и большого числа генов углеводного метаболизма. Наряду с этим наиболее устойчивые к затоплению сорта риса характеризовались активностью таких транскрипционных факторов, как HY5 (bZIP), GBF3, GBF4 и GBF5 (bZIP), DPBF-3 (bZIP), ABF2, ABI5, bHLH и BES/BZR, участвующих в трансдукционных каскадах фитогормонов этилена, ауксина, гиббереллина, абсцизовой и жасмоновой кислот. Тем самым получено подтверждение, что устойчивость к недостатку кислорода и сохранение интенсивного роста растяжением при затоплении определяется широким спектром фитогормонов [114].

Рассмотрим значение двух фитогормонов — ауксина и этилена — в регуляции роста растяжением в условиях недостатка кислорода. Значимость этих гормонов в условиях нормоксии была проанализирована выше. Следует отметить, что роль ауксина в инициации роста растяжением при затоплении достаточно долго дискутировалась. Например, было показано нарушение синтеза этого гормона и его полярного транспорта при кислородном голодании риса [115]. Добавление экзогенного ауксина не приводило к усилению роста растяжением coleoptилей в условиях аноксии [116]. Тем не менее сравнительный анализ сортов риса, различающихся по длине coleoptилей, показал, что эффект ауксина на рост растяжением зависит



от активности транспортера AUX1. Экспрессия гена, его кодирующего, была выше у длинноколеоптильных сортов риса при затоплении [117]. Наряду с этим было выявлено снижение экспрессии гена *miR393a*, которая негативно регулирует мРНК рецептора ауксина Transport Inhibitor Response 1 (TIR1), что интенсифицировало сигнальный каскад фитогормона [118]. Таким образом, действие ауксина на рост растяжением колеоптилей риса в условиях затопления может иметь различный по интенсивности эффект, зависящий как от участников ответной ростовой реакции, так и от исходных генетических особенностей анализируемого растения, заложенных способностью к росту растяжением. Рассматривая роль этилена, следует отметить, что в условиях недостатка кислорода наблюдается интенсивное накопление этого газообразного фитогормона [109]. Это, в свою очередь, приводит к усилению экспрессии генов *SUB1A* и *SNORKELs* [106]. Оба относятся к группе транскрипционных факторов (Ethylene Responsive Factor of group VII, ERF-VII), отличительной особенностью которых является сохранение N-конца молекулы в условиях недостатка кислорода, в результате эти факторы не подвергаются гидролизу и тем самым участвуют в регуляции так называемых анаэробных генов [119]. Факторы транскрипции *SNORKELs* управляют стратегией активного избегания затопления (LOES), при которой рост побегов стимулируется, а *SUB1A* — стратегией покоя, или истинной устойчивости к гипоксии (low-oxugen quiescence syndrome, LOQS), при которой рост тормозится, а адаптация достигается путем изменения метаболизма [98, 119].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя итог проведенному анализу, следует подчеркнуть многообразие защитных функций такого ювенильного органа, как колеоптиль злаков. Первичной функцией является защита листа проростка при прорастании через толщу почвы. Для этого необходимо интенсивное удлинение колеоптиля, которое достигается именно посредством роста растяжением, более экономически выгодного процесса по сравнению с делением. Попадание света на проросток при достижении поверхности приводит к резкой остановке роста и запуску программы старения и смерти клеток колеоптиля. В этой модели рост растяжением зависит от закисления клеточной стенки, опосредованного активацией работы  $H^+$ -АТФазы плазмалеммы и индуцируемого фитогормоном ауксином. Изменение градиента ионов водорода на границах апопласт/цитоплазма и цитоплазма/вакуоль активно поддерживается работой двух  $H^+$ -АТФаз, функционирование которых полностью обеспечивается синтезом АТФ в условиях активного дыхания. Многократное увеличение длины клетки сопровождается вакуолизацией, что указывает на активное вовлечение аквапоринов плазмалеммы и тонопласта в обеспечение транспорта воды. С возрастом наблюдается изменение свойств клеток разных зон колеоптиля и их способности

поддерживать рост растяжением. Следует отметить и роль фитогормона этилена, действие которого на рост колеоптилей кардинально отличается от влияния других осевых органов. Усиление роста клеток и размягчение верхней части колеоптиля позволяет развивающемуся листу легко прорывать его верхушку при «выходе» на поверхность почвы. Следовательно, иницируя разные молекулярные механизмы, ауксин и этилен интенсифицируют реализацию физиологической функции колеоптиля.

В случае развития стрессовых условий интенсивность роста растяжением корректируется. Она в значительной степени подавляется при действии тяжелых металлов, повышении температуры, развития засухи и засоления. Однако такой стрессовый фактор, как недостаток кислорода, напротив, способен резко активировать рост в результате развития стратегии «избегания» (LOES). Наблюдается этот феномен у колеоптилей риса — полуводного растения, хорошо приспособленного к прорастанию и первичному росту в условиях затопления. При этом меняется метаболизм (усиливается гликолиз и брожения), а резкое снижение АТФ частично компенсируется повышением уровня пирогосфата, следовательно, возникают условия активации вакуолярной  $H^+$ -АТФазы вместо интенсификации работы АТФаз. Необходимые для инициации роста растяжением условия (закисление и последующее увеличение эластичности клеточных стенок, поддержание рН цитоплазмы, вакуолизация) достигаются совершенно иными механизмами. Лидирующее значение в регуляции роста приобретает этилен. Тем самым защитная функция колеоптиля претерпевает серьезные изменения в зависимости от характера стрессового воздействия.

К сожалению, многие нюансы реализации роста растяжением в норме и при стрессе еще далеки от окончательного понимания. Особое внимание в последние годы уделяется соотношению интенсивности роста колеоптиля с устойчивостью к неблагоприятным условиям. Этот параметр (длина колеоптиля) можно использовать для создания особых тестовых панелей при разработке новых перспективных сортов риса и других растений, устойчивых к затоплению.

## ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

**Благодарности.** Исследования посвящены 300-летию Санкт-Петербургского государственного университета.

**Вклад авторов.** Все авторы внесли существенный вклад в разработку концепции, анализ литературных источников и подготовку статьи, прочли и одобрили финальную версию перед публикацией. Личный вклад каждого автора: А.А. Кирпичникова — сбор и обработка материала; Г.Р. Кудоярова — концепция и идея статьи; В.В. Емельянов — концепция и идея статьи, сбор и обработка материала, внесение окончательной правки; М.Ф. Шишова — концепция и идея статьи, написание основной части текста, внесение окончательной правки, привлечение финансирования.

**Источник финансирования.** Исследование выполнено при поддержке Российского научного фонда (грант № 22-14-00096, <https://rscf.ru/project/22-14-00096/>).

**Конфликт интересов.** Авторы декларируют отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией настоящей статьи.

## ADDITIONAL INFORMATION

**Acknowledgments.** The review is dedicated to the 300<sup>th</sup> anniversary of Saint Petersburg State University.

**Authors' contribution.** Thereby, all authors made a substantial contribution to the conception of the study, acquisition, analysis, interpretation of data for the work, drafting and revising the

article, final approval of the version to be published, and agree to be accountable for all aspects of the study. The contributions of each author: A.A. Kirpichnikova — collection and processing of the material; G.R. Kudoyarova — concept and idea of the study; V.V. Yemelyanov — concept and idea of the study, collection and processing of the material, making final edits; M.F. Shishova — concept and idea of the study, writing the main part of the text, making final edits, funding acquisition.

**Funding source.** This research was funded by the Russian Science Foundation (grant No. 22-14-00096, <https://rscf.ru/en/project/22-14-00096/>).

**Competing interests.** The authors declare no conflict of interests.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Cosgrove D.J. Plant cell wall extensibility: Connecting plant cell growth with cell wall structure, mechanics, and the action of wall-modifying enzymes // *J Exp Bot.* 2016. Vol. 67, No. 2. P. 463–476. DOI: 10.1093/jxb/erv511
2. Горшкова Т.А. Клеточная стенка — многофункциональная структура растения // *LXXX Тимирязевские чтения / под ред. Д.А. Лося.* Москва: Наука, 2021. 118 с.
3. Полевой В.В. Роль ауксина в системах регуляции у растений // *XLIV Тимирязевские чтения / под ред. М.Х. Чайлахяна.* Ленинград: Наука, 1986. 80 с.
4. Hilty J., Muller B., Pantin F., Leuzinger S. Plant growth: The what, the how, and the why // *New Phytol.* 2021. Vol. 232, No. 1. P. 25–41. DOI: 10.1111/nph.17610
5. Kutschera U., Deng Z., Oses-Prieto J.A., et al. Cessation of coleoptile elongation and loss of auxin sensitivity in developing rye seedlings: A quantitative proteomic analysis // *Plant Signal Behav.* 2010. Vol. 5, No. 5. P. 509–517. DOI: 10.4161/psb.11210
6. Inada N., Sakai A., Kuroiwa H., Kuroiwa T. Three-dimensional progression of programmed death in the rice coleoptile // *Int Rev Cytol.* 2002. Vol. 218. P. 221–258. DOI: 10.1016/s0074-7696(02)18014-4
7. Zhao X., Niu Y., Hossain Z., et al. New insights into light spectral quality inhibits the plasticity elongation of maize mesocotyl and coleoptile during seed germination // *Front Plant Sci.* 2023. Vol. 14. ID 1152399. DOI: 10.3389/fpls.2023.1152399
8. Kawai M., Uchimiya H. Coleoptile senescence in rice (*Oryza sativa* L.) // *Ann Bot.* 2000. Vol. 86, No. 2. P. 405–414. DOI: 10.1006/anbo.2000.1199
9. Takahashi H., Saika H., Matsumura H., et al. Cell division and cell elongation in the coleoptile of rice *alcohol dehydrogenase 1*-deficient mutant are reduced under complete submergence // *Ann Bot.* 2011. Vol. 108, No. 2. P. 253–261. DOI: 10.1093/aob/mcr137
10. Edwards J.M., Roberts T.H., Atwell B.J. Quantifying ATP turnover in anoxic coleoptiles of rice (*Oryza sativa*) demonstrates preferential allocation of energy to protein synthesis // *J Exp Bot.* 2012. Vol. 63, No. 12. P. 4389–4402. DOI: 10.1093/jxb/ers114
11. O'Sullivan P.A., Weiss G.M., Friesen D. Tolerance of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) to trifluralin deep-incorporated in the autumn or spring // *Weed Res.* 1985. Vol. 25, No. 4. P. 275–280. DOI: 10.1111/j.1365-3180.1985.tb00645.x
12. Brown P.R., Singleton G.R., Tann C.R., Mock I. Increasing sowing depth to reduce mouse damage to winter crops // *Crop Prot.* 2003. Vol. 22, No. 4. P. 653–660. DOI: 10.1016/S0261-2194(03)00006-1
13. Rebetzke G.J., Zheng B., Chapman S.C. Do wheat breeders have suitable genetic variation to overcome short coleoptiles and poor establishment in the warmer soils of future climates? // *Funct Plant Biol.* 2016. Vol. 43, No. 10. P. 961–972. DOI: 10.1071/FP15362
14. Atwell B.J., Waters I., Greenway H. The effect of oxygen and turbulence on elongation of coleoptiles of submergence-tolerant and -intolerant rice cultivars // *J Exp Bot.* 1982. Vol. 33, No. 5. P. 1030–1044. DOI: 10.1093/jxb/33.5.1030
15. Богданова Е.М., Бертова А.Д., Кирпичникова А.А., и др. Показатели роста и устойчивости к дефициту кислорода у coleoptилей *Oryza sativa* L. из коллекции Федерального научного центра риса // *Сельскохозяйственная биология.* 2023. Т. 58, № 3. С. 538–553. DOI: 10.15389/agrobiol.2023.3.538rus
16. Huang S., Shingaki-Wells R.N., Petereit J., et al. Temperature-dependent metabolic adaptation of *Triticum aestivum* seedlings to anoxia // *Sci Rep.* 2018. Vol. 8. ID 6151. DOI: 10.1038/s41598-018-24419-7
17. Luo H., Hill C.B., Zhou G., et al. Genome-wide association mapping reveals novel genes associated with coleoptile length in a worldwide collection of barley // *BMC Plant Biol.* 2020. Vol. 20. ID 346. DOI: 10.1186/s12870-020-02547-5
18. Шарова Е.И. Клеточная стенка растений. Санкт-Петербург: Изд-во СПбГУ, 2004. 156 с.
19. Cosgrove D.J. Growth of the plant cell wall // *Nat Rev Mol Cell Biol.* 2005. Vol. 6, No. 11. P. 850–861. DOI: 10.1038/nrm1746
20. Горшкова Т.А. Растительная клеточная стенка как динамическая система. Москва: Наука, 2007. 429 с.
21. Freshour G., Clay R.P., Fuller M.S., et al. Developmental and tissue-specific structural alterations of the cell-wall polysaccharides of *Arabidopsis thaliana* roots // *Plant Physiol.* 1996. Vol. 110, No. 4. P. 1413–1429. DOI: 10.1104/pp.110.4.1413
22. Goudenhooff C., Siniscalco D., Arnould O., et al. Investigation of the mechanical properties of flax cell walls during plant development: The relation between performance and cell wall structure // *Fibers.* 2018. Vol. 6, No. 1. ID 6. DOI: 10.3390/fib6010006
23. Samalova M., Gahurova E., Hejatk J. Expansin-mediated developmental and adaptive responses: A matter of cell wall biomechanics? // *Quant Plant Biol.* 2022. Vol. 3. ID e11. DOI: 10.1017/qpb.2022.6

24. Gibeaut D.M., Pauly M., Bacic A., Fincher G.B. Changes in cell wall polysaccharides in developing barley (*Hordeum vulgare*) coleoptiles // *Planta*. 2005. Vol. 221. P. 729–738. DOI: 10.1007/s00425-005-1481-0
25. Kozlova L.V., Snegireva A.V., Gorshkova T.A. Distribution and structure of mixed linkage glucan at different stages of elongation of maize root cells // *Russ J Plant Physiol*. 2012. Vol. 59, No. 3. P. 339–347. DOI: 10.1134/S1021443712030090
26. Li J., Dickerson T.J., Hoffmann-Benning S. Contribution of proteomics in the identification of novel proteins associated with plant growth // *J Proteome Res*. 2013. Vol. 12, No. 11. P. 4882–4889. DOI: 10.1021/pr400608d
27. Niu L., Huang W., Liu L., et al. Differential abundance proteins associated with rapid growth of etiolated coleoptiles in maize // *Plant Direct*. 2021. Vol. 5, No. 6. ID e00332. DOI: 10.1002/pld3.332
28. Long Y., Cheddadi I., Mosca G., et al. Cellular heterogeneity in pressure and growth emerges from tissue topology and geometry // *Curr Biol*. 2020. Vol. 30, No. 8. P. 1504–1516.e8. DOI: 10.1016/j.cub.2020.02.027
29. Ali O., Cheddadi I., Landrein B., Long Y. Revisiting the relationship between turgor pressure and plant cell growth // *New Phytol*. 2023. Vol. 238, No. 1. P. 62–69. DOI: 10.1111/nph.18683
30. Li Y., Zeng H., Xu F., et al. H<sup>+</sup>-ATPases in plant growth and stress responses // *Annu Rev Plant Biol*. 2022. Vol. 73. P. 495–521. DOI: 10.1146/annurev-arplant-102820-114551
31. Kaiser S., Scheuring D. To lead or to follow: Contribution of the plant vacuole to cell growth // *Front Plant Sci*. 2020. Vol. 11. ID 553. DOI: 10.3389/fpls.2020.00553
32. Duckney P.J., Wang P., Hussey P.J. Membrane contact sites and cytoskeleton-membrane interactions in autophagy // *FEBS Lett*. 2022. Vol. 596, No. 17. P. 2093–2103. DOI: 10.1002/1873-3468.14414
33. Kaiser S., Eisele S., Scheuring D. Vacuolar occupancy is crucial for cell elongation and growth regardless of the underlying mechanism // *Plant Signal Behav*. 2021. Vol. 16, No. 8. ID e1922796. DOI: 10.1080/15592324.2021.1922796
34. Deamer D.W., Bramhall J. Permeability of lipid bilayers to water and ionic solutes // *Chem Phys Lipids*. 1986. Vol. 40, No. 2–4. P. 167–188. DOI: 10.1016/0009-3084(86)90069-1
35. Kurowska M.M. Aquaporins in cereals — important players in maintaining cell homeostasis under abiotic stress // *Genes*. 2021. Vol. 12, No. 4. ID 477. DOI: 10.3390/genes12040477
36. Kudoyarova G., Veselov D., Yemelyanov V., Shishova M. The role of aquaporins in plant growth under conditions of oxygen deficiency // *Int J Mol Sci*. 2022. Vol. 23, No. 17. ID 10159. DOI: 10.3390/ijms231710159
37. Martre P., Morillon R., Barrieu F., et al. Plasma membrane aquaporin play a significant role during recovery from water deficit // *Plant Physiol*. 2002. Vol. 130, No. 4. P. 2101–2110. DOI: 10.1104/pp.009019
38. Hachez C., Zelazny E., Chaumont F. Modulating the expression of aquaporin genes in planta: A key to understand their physiological functions? // *Biochim Biophys Acta*. 2006. Vol. 1758, No. 8. P. 1142–1156. DOI: 10.1016/j.bbame.2006.02.017
39. Wang Y., Zhao Z., Liu F., et al. Versatile roles of aquaporins in plant growth and development // *Int J Mol Sci*. 2020. Vol. 21, No. 24. ID 9485. DOI: 10.3390/ijms21249485
40. Moshelion M., Hachez C., Ye Q., et al. Membrane water permeability and aquaporin expression increase during growth of maize suspension cultured cells // *Plant Cell Environ*. 2009. Vol. 32, No. 10. P. 1334–1345. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2009.02001.x
41. Zhou J.-Y., Hao D.-L., Yang G.-Z. Regulation of cytosolic pH: The contributions of plant plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPases and multiple transporters // *Int J Mol Sci*. 2021. Vol. 22, No. 23. ID 12998. DOI: 10.3390/ijms222312998
42. Raghavendra A.S., Ye W., Kinoshita T. Editorial: pH as a signal and secondary messenger in plant cells // *Front Plant Sci*. 2023. Vol. 14. ID 1148689. DOI: 10.3389/fpls.2023.1148689
43. Barbez E. Root growth: Orchestrating pH levels in plants // *eLife*. 2023. Vol. 12. ID e91025. DOI: 10.7554/eLife.91025
44. Palmgren M.G. Plant plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPases: Powerhouses for nutrient uptake // *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*. 2001. Vol. 52. P. 817–845. DOI: 10.1146/annurev.arplant.52.1.817
45. Pedersen C.N., Axelsen K.B., Harper J.F., Palmgren M.G. Evolution of plant P-type ATPases // *Front Plant Sci*. 2012. Vol. 3. ID 31. DOI: 10.3389/fpls.2012.00031
46. Arango M., Gévaudant F., Oufattole M., Boutry M. The plasma membrane proton pump ATPase: the significance of gene subfamilies // *Planta*. 2003. Vol. 216, No. 3. P. 355–365. DOI: 10.1007/s00425-002-0856-8
47. Toda Y., Wang Y., Takahashi A., et al. *Oryza sativa* H<sup>+</sup>-ATPase (OSA) is involved in the regulation of dumbbell-shaped guard cells of rice // *Plant Cell Physiol*. 2016. Vol. 57, No. 6. P. 1220–1230. DOI: 10.1093/pcp/pcw070
48. Falhof J., Pedersen J.T., Fuglsang A.T., Palmgren M. Plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase regulation in the center of plant physiology // *Mol Plant*. 2016. Vol. 9, No. 3. P. 323–337. DOI: 10.1016/j.molp.2015.11.002
49. Camoni L., Di Lucente C., Pallucca R., et al. Binding of phosphatidic acid to 14-3-3 proteins hampers their ability to activate the plant plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase // *IUBMB Life*. 2012. Vol. 64, No. 8. P. 710–716. DOI: 10.1002/iub.1058
50. Hager A., Debus G., Edel H.G., et al. Auxin induces exocytosis and the rapid synthesis of a high-turnover pool of plasma-membrane H<sup>+</sup>-ATPase // *Planta*. 1991. Vol. 185, No. 4. P. 527–537. DOI: 10.1007/BF00202963
51. Rudashevskaya E.L., Kirpichnikova A.A., Shishova M.F. Activity of plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase in coleoptile cells during development of maize seedlings // *Russ J Plant Physiol*. 2005. Vol. 52, No. 4. P. 504–510. DOI: 10.1007/s11183-005-0074-x
52. Rudashevskaya E.L., Yakovlev A.Yu., Yakovleva O.V., Shishova M.F. Alteration of plasmalemma H<sup>+</sup>-ATPase activity in maize coleoptile cells at different age of seedlings // *Cell Tissue Biol*. 2009. Vol. 3, No. 2. P. 143–148. DOI: 10.1134/S1990519X09020059
53. Shishova M.F., Tankelyun O.V., Rudashevskaya E.L., et al. Alteration of transport activity of proton pumps in coleoptile cells during early development stages of maize seedlings // *Russ J Dev Biol*. 2012. Vol. 43, No. 6. P. 342–352. DOI: 10.1134/S1062360412060070
54. Ratajczak R. Structure, function and regulation of the plant vacuolar H<sup>(+)</sup>-translocating ATPase // *Biochim Biophys Acta*. 2000. Vol. 1465, No. 1–2. P. 17–36. DOI: 10.1016/S0005-2736(00)00129-2
55. Sze H., Schumacher K., Müller M.L., et al. A simple nomenclature for a complex proton pump: *VHA* genes encode the vacuolar H<sup>+</sup>-ATPase // *Trends Plant Sci*. 2002. Vol. 7, No. 4. P. 157–161. DOI: 10.1016/S1360-1385(02)02240-9
56. Kabała K., Janicka M. Structural and functional diversity of two ATP-driven plant proton pumps // *Int J Mol Sci*. 2023. Vol. 24, No. 5. ID 4512. DOI: 10.3390/ijms24054512

57. Chen T., Mikhaylova Yu.V., Shishova M.F. Molecular phylogenetic analysis of the tonoplast H<sup>+</sup>-ATPase subunits // *Russ J Genet Appl Res.* 2017. Vol. 7, No. 6. P. 592–606. DOI: 10.1134/S207905971706003X
58. Lupanga U., Rohrich R., Askani J., et al. The Arabidopsis V-ATPase is localized to the TGN/EE via a seed plant-specific motif // *eLife.* 2020. Vol. 9. ID e60568. DOI: 10.7554/eLife.60568
59. Schumacher K., Krebs M. The V-ATPase: Small cargo, large effects // *Curr Opin Plant Biol.* 2010. Vol. 13, No. 6. P. 724–730. DOI: 10.1016/j.pbi.2010.07.003
60. Seidel T. The plant V-ATPase // *Front Plant Sci.* 2022. Vol. 13. ID 931777. DOI: 10.3389/fpls.2022.931777
61. Klychnikov O.I., Li K.W., Lill H., de Boer A.H. The V-ATPase from etiolated barley (*Hordeum vulgare* L.) shoots is activated by blue light and interacts with 14-3-3 proteins // *J Exp Bot.* 2007. Vol. 58, No. 5. P. 1013–1023. DOI: 10.1093/jxb/erl261
62. Lüttge U., Fischer-Schliebs E., Ratajczak R. The H<sup>+</sup>-pumping V-ATPase of higher plants: A versatile eco-enzyme in response to environmental stress // *Cell Biol Mol Lett.* 2001. Vol. 6, No. 2A. P. 356–361.
63. Maeshima M. Vacuolar H<sup>(+)</sup>-pyrophosphatase // *Biochim Biophys Acta.* 2000. Vol. 1465, No. 1–2. P. 37–51. DOI: 10.1016/S0005-2736(00)00130-9
64. Neuhaus H.E., Trentmann O. Regulation of transport processes across the tonoplast // *Front Plant Sci.* 2014. Vol. 5. ID 460. DOI: 10.3389/fpls.2014.00460
65. Ferjani A., Segami S., Horiguchi G., et al. Keep an eye on PPI: The vacuolar-type H<sup>+</sup>-pyrophosphatase regulates postgerminative development in *Arabidopsis* // *Plant Cell.* 2011. Vol. 23, No. 8. P. 2895–2908. DOI: 10.1105/tpc.111.085415
66. Khadilkar A.S., Yadav U.P., Salazar C., et al. Constitutive and companion cell-specific overexpression of *AVP1*, encoding a proton-pumping pyrophosphatase, enhances biomass accumulation, phloem loading, and long-distance transport // *Plant Physiol.* 2016. Vol. 170, No. 1. P. 401–414. DOI: 10.1104/pp.15.01409
67. Primo C., Pizzio G.A., Yang J., et al. Plant proton pumping pyrophosphatase: The potential for its pyrophosphate synthesis activity to modulate plant growth // *Plant Biol.* 2019. Vol. 21, No. 6. P. 989–996. DOI: 10.1111/plb.13007
68. Zhang Y., Feng X., Wang L., et al. The structure, functional evolution, and evolutionary trajectories of the H<sup>+</sup>-PPase gene family in plants // *BMC Genom.* 2020. Vol. 21. ID 195. DOI: 10.1186/s12864-020-6604-2
69. Lin S.-M., Tsai J.-Y., Hsiao C.-D., et al. Crystal structure of a membrane-embedded H<sup>+</sup>-translocating pyrophosphatase // *Nature.* 2012. Vol. 484, No. 7394. P. 399–404. DOI: 10.1038/nature10963
70. Hsu Y.-D., Huang Y.-F., Pan Y.-J., et al. Regulation of H<sup>+</sup>-pyrophosphatase by 14-3-3 Proteins from *Arabidopsis thaliana* // *J Membr Biol.* 2018. Vol. 251, No. 2. P. 263–276. DOI: 10.1007/s00232-018-0020-4
71. Segami S., Asaoka M., Kinoshita S., et al. Biochemical, structural and physiological characteristics of vacuolar H<sup>+</sup>-pyrophosphatase // *Plant Cell Physiol.* 2018. Vol. 59, No. 7. P. 1300–1308. DOI: 10.1093/pcp/pcy054
72. Baroncelli S., Lercari B., Cionini P.G., et al. Effect of light and gibberellic acid on coleoptile and first-foilage-leaf growth in durum wheat (*Triticum durum* Desf.) // *Planta.* 1984. Vol. 160, No. 4. P. 298–304. DOI: 10.1007/BF00393410
73. Yin C.-C., Ma B., Collinge D.P., et al. Ethylene responses in rice roots and coleoptiles are differentially regulated by a carotenoid isomerase-mediated abscisic acid pathway // *Plant Cell.* 2015. Vol. 27, No. 4. P. 1061–1081. DOI: 10.1105/tpc.15.00080
74. Kutschera U., Wang Z.-Y. Growth-limiting proteins in maize coleoptiles and the auxin-brassinosteroid hypothesis of mesocotyl elongation // *Protoplasma.* 2016. Vol. 253, No. 1. P. 3–14. DOI: 10.1007/s00709-015-0787-4
75. Rayle D.L., Cleland R. Enhancement of wall loosening and elongation by acid solution // *Plant Physiol.* 1970. Vol. 46, No. 2. P. 250–253. DOI: 10.1104/pp.46.2.250
76. Nishitani K., Vissenberg K. Roles of the XTH protein family in the expanding cell. In: *The expanding cell. Plant cell monographs* / ed. by J.P. Verbelen, K. Vissenberg. Berlin, Heidelberg, New York: Springer, 2006. Vol. 5. P. 89–116. DOI: 10.1007/7089\_2006\_072
77. Hocq L., Pelloux J., Lefebvre V. Connecting homogalacturonan-type pectin remodeling to acid growth // *Trends Plant Sci.* 2017. Vol. 22, No. 1. P. 20–29. DOI: 10.1016/j.tplants.2016.10.009
78. Cosgrove D.J. Plant expansins: Diversity and interactions with plant cell walls // *Curr Opin Plant Biol.* 2015. Vol. 25. P. 162–172. DOI: 10.1016/j.pbi.2015.05.014.
79. McQueen-Mason S., Durachko D.M., Cosgrove D.J. Two endogenous proteins that induce cell wall extension in plants // *Plant Cell.* 1992. Vol. 4, No. 11. P. 1425–1433. DOI: 10.1105/tpc.4.11.1425
80. Du M., Spalding E.P., Gray W.M. Rapid auxin-mediated cell expansion // *Annu Rev Plant Biol.* 2020. Vol. 71. P. 379–402. DOI: 10.1146/annurev-arplant-073019-025907
81. Dharmasiri N., Dharmasiri S., Estelle M. The F-box protein TIR1 is an auxin receptor // *Nature.* 2005. Vol. 435, No. 7041. P. 441–445. DOI: 10.1038/nature03543
82. Dreher K.A., Brown J., Saw R.E., Callis J. The *Arabidopsis* Aux/IAA protein family has diversified in degradation and auxin responsiveness // *Plant Cell.* 2006. Vol. 18, No. 3. P. 699–714. DOI: 10.1105/tpc.105.039172
83. Takahashi K., Hayashi K.-I., Kinoshita T. Auxin activates the plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase by phosphorylation during hypocotyl elongation in *Arabidopsis* // *Plant Physiol.* 2012. Vol. 159, No. 2. P. 632–641. DOI: 10.1104/pp.112.196428
84. Stortenbeker N., Bemer M. The *SAUR* gene family: The plant's toolbox for adaptation of growth and development // *J Exp Bot.* 2019. Vol. 70, No. 1. P. 17–27. DOI: 10.1093/jxb/ery332
85. Lin W., Zhou X., Tang W., et al. TMK-based cell-surface auxin signalling activates cell-wall acidification // *Nature.* 2021. Vol. 599, No. 7884. P. 278–282. DOI: 10.1038/s41586-021-03976-4
86. Kirpichnikova A.A., Rudashevskaya E.L., Yemelyanov V.V., Shishova M.F. Ca<sup>2+</sup>-Transport through plasma membrane as a test of auxin sensitivity // *Plants.* 2014. Vol. 3, No. 2. P. 209–222. DOI: 10.3390/plants3020209
87. Fendrych M., Leung J., Friml J. TIR1/AFB-Aux/IAA auxin perception mediates rapid cell wall acidification and growth of *Arabidopsis* hypocotyls // *eLife.* 2016. Vol. 5. ID e19048. DOI: 10.7554/eLife.19048
88. Xia L., Mar Marqués-Bueno M., Karnik R. Trafficking SNARE SYP<sub>132</sub> partakes in auxin-associated root growth // *Plant Physiol.* 2020. Vol. 182, No. 4. P. 1836–1840. DOI: 10.1104/pp.19.01301
89. Liu S., Chen H. Ethylene signaling facilitates plant adaption to physical barriers // *Front Plant Sci.* 2021. Vol. 12. ID 697988. DOI: 10.3389/fpls.2021.697988
90. Binder B.M. Ethylene signaling in plants // *J Biol Chem.* 2020. Vol. 295, No. 22. P. 7710–7725. DOI: 10.1074/jbc.REV120.010854

91. Yin C.-C., Huang Y.-H., Zhang X., et al. Ethylene-mediated regulation of coleoptile elongation in rice seedlings // *Plant Cell Environ.* 2023. Vol. 46, No. 4. P. 1060–1074. DOI: 10.1111/pce.14492
92. Wang J.-H., Gu K.-D., Zhang Q.-Y., et al. Ethylene inhibits malate accumulation in apple by transcriptional repression of *aluminum-activated malate transporter 9* via the WRKY31-ERF72 network // *New Phytol.* 2023. Vol. 239, No. 3. P. 1014–1034. DOI: 10.1111/nph.18795
93. Tungngoen K., Kongsawadworakul P., Viboonjun U., et al. Involvement of *HbPIP2;1* and *HbTIP1;1* aquaporins in ethylene stimulation of latex yield through regulation of water exchanges between inner liber and latex cells in *Hevea brasiliensis* // *Plant Physiol.* 2009. Vol. 151, No. 2. P. 843–856. DOI: 10.1104/pp.109.140228
94. Karcz W., Kurtyka R. Effect of cadmium on growth, proton extrusion and membrane potential in maize coleoptile segments // *Biol Plant.* 2007. Vol. 51, No. 4. P. 713–719. DOI: 10.1007/s10535-007-0147-0
95. González Á., Ayerbe L. Response of coleoptiles to water deficit: Growth, turgor maintenance and osmotic adjustment in barley plants (*Hordeum vulgare* L.) // *Agric Sci.* 2011. Vol. 2, No. 3. P. 159–166. DOI: 10.4236/as.2011.23022
96. Nizam I. Effects of salinity stress on water uptake, germination and early seedling growth of perennial ryegrass // *Afr J Biotechnol.* 2011. Vol. 10, No. 51. P. 10418–10424. DOI: 10.5897/AJB11.1243
97. Wu Y.-S., Yang C.-Y. Comprehensive transcriptomic analysis of auxin responses in submerged rice coleoptile growth // *Int J Mol Sci.* 2020. Vol. 21, No. 4. ID 1292. DOI: 10.3390/ijms21041292
98. Chirkova T., Yemelyanov V. The study of plant adaptation to oxygen deficiency in Saint Petersburg University // *Biol Commun.* 2018. Vol. 63, No. 1. P. 17–31. DOI: 10.21638/spbu03.2018.104
99. Turner F.T., Chen C.-C., Mccauley G.N. Morphological development of rice seedlings in water at controlled oxygen levels // *Agron J.* 1981. Vol. 73, No. 3. P. 566–568. DOI: 10.2134/agronj1981.00021962007300030037x
100. Ismail A.M., Ella E.S., Vergara G.V. Mechanisms associated with tolerance to submergence during germination and early seedling growth in rice (*Oryza sativa*) // *Ann Bot.* 2009. Vol. 103, No. 2. P. 197–209. DOI: 10.1093/aob/mcn211
101. Su X., Wu H., Xiang J., et al. Evaluation of submergence tolerance of different rice genotypes at seedling emergence stage under water direct seeding // *OALib J.* 2022. Vol. 9. ID e8706. DOI: 10.4236/oalib.1108706
102. Kordan H.A. Patterns of shoot and root growth in rice seedlings germinating under water // *J Appl Ecol.* 1974. Vol. 11, No. 2. P. 685–690. DOI: 10.2307/2402218
103. Shiono K., Koshida A., Iwasaki K., et al. Imaging the snorkel effect during submerged germination in rice: Oxygen supply via the coleoptile triggers seminal root emergence underwater // *Front Plant Sci.* 2022. Vol. 13. ID 946776. DOI: 10.3389/fpls.2022.946776
104. Narsai R., Edwards J.M., Roberts T.H., et al. Mechanisms of growth and patterns of gene expression in oxygen-deprived rice coleoptiles // *Plant J.* 2015. Vol. 82, No. 1. P. 25–40. DOI: 10.1111/tbj.12786
105. Hsu S.-K., Tung C.-W. RNA-Seq analysis of diverse rice genotypes to identify the genes controlling coleoptile growth during submerged germination // *Front Plant Sci.* 2017. Vol. 8. ID 762. DOI: 10.3389/fpls.2017.00762
106. Lasanthi-Kudahettige R., Magneschi L., Loreti E., et al. Transcript profiling of the anoxic rice coleoptile // *Plant Physiol.* 2007. Vol. 144, No. 1. P. 218–231. DOI: 10.1104/pp.106.093997
107. Magneschi L., Lasanthi-Kudahettige R., Alpi A., Perata P. Expansin gene expression and anoxic coleoptile elongation in rice cultivars // *J Plant Physiol.* 2009. Vol. 166, No. 14. P. 1576–1580. DOI: 10.1016/j.jplph.2009.03.008
108. Lee T.-M., Lin Y.-H. Peroxidase activity in relation to ethylene-induced rice (*Oryza sativa* L.) coleoptile elongation // *Bot Bull Acad Sin.* 1996. Vol. 37, No. 4. P. 239–245.
109. Ishizawa K., Esashi Y. Gaseous factors involved in the enhanced elongation of rice coleoptiles under water // *Plant Cell Environ.* 1984. Vol. 7, No. 4. P. 239–245. DOI: 10.1111/1365-3040.ep11589438
110. Hager A. *Avena* coleoptile segments: Hyperelongation growth after anaerobic treatment // *Z Naturforsch C.* 1980. Vol. 35, No. 9. P. 794–804. DOI: 10.1515/znc-1980-9-1022
111. Yemelyanov V.V., Chirkova T.V., Lindberg S.M., Shishova M.F. Potassium efflux and cytosol acidification as primary anoxia-induced events in wheat and rice seedlings // *Plants.* 2020. Vol. 9, No. 9. ID 1216. DOI: 10.3390/plants9091216
112. Baykov A.A., Malinen A.M., Luoto H.H., Lahti R. Pyrophosphate-fueled Na<sup>+</sup> and H<sup>+</sup> transport in prokaryotes // *Microbiol Mol Biol Rev.* 2013. Vol. 77, No. 2. P. 267–276. DOI: 10.1128/MMBR.00003-13
113. Carystinos G.D., MacDonald H.R., Monroy A.F., et al. Vacuolar H<sup>(+)</sup>-translocating pyrophosphatase is induced by anoxia or chilling in seedlings of rice // *Plant Physiol.* 1995. Vol. 108, No. 2. P. 641–649. DOI: 10.1104/pp.108.2.641
114. Mohanty B. Promoter architecture and transcriptional regulation of genes upregulated in germination and coleoptile elongation of diverse rice genotypes tolerant to submergence // *Front Genet.* 2021. Vol. 12. ID 639654. DOI: 10.3389/fgene.2021.639654
115. Pegoraro R., Mapelli S., Torti G., Bertani A. Indole-3-acetic acid and rice coleoptile elongation under anoxia // *J Plant Growth Regul.* 1988. Vol. 7. P. 85–94. DOI: 10.1007/BF02025378
116. Horton R.F. The effect of ethylene and other regulators on coleoptile growth of rice under anoxia // *Plant Sci.* 1991. Vol. 79, No. 1. P. 57–62. DOI: 10.1016/0168-9452(91)90069-K
117. Nghi K.N., Tondelli A., Vale G., et al. Dissection of coleoptile elongation in *japonica* rice under submergence through integrated genome-wide association mapping and transcriptional analyses // *Plant Cell Environ.* 2019. Vol. 42, No. 6. P. 1832–1846. DOI: 10.1111/pce.13540
118. Nghi K.N., Tagliani A., Mariotti L., et al. Auxin is required for the long coleoptile trait in *japonica* rice under submergence // *New Phytol.* 2021. Vol. 229, No. 1. P. 85–93. DOI: 10.1111/nph.16781
119. Bailey-Serres J., Fukao T., Gibbs D.J., et al. Making sense of low oxygen sensing // *Trends Plant Sci.* 2012. Vol. 17, No. 3. P. 129–138. DOI: 10.1016/j.tplants.2011.12.004

## REFERENCES

1. Cosgrove DJ. Plant cell wall extensibility: Connecting plant cell growth with cell wall structure, mechanics, and the action of wall-modifying enzymes. *J Exp Bot.* 2016;67(2):463–476. DOI: 10.1093/jxb/erv511
2. Gorshkova TA. Cell wall is a multifunctional structure of a plant. Los' DA, editor. *LXXX Timiryazev readings*. Moscow: Nauka, 2021. 118 p. (In Russ.)

3. Field BB. The role of auxin in regulatory systems in plants. Chailakhyan MH. *XLIV Timiryazev readings*. Leningrad: Nauka, 1986. 80 p. (In Russ.)
4. Hilty J, Muller B, Pantin F, Leuzinger S. Plant growth: The what, the how, and the why. *New Phytol.* 2021;232(1):25–41. DOI: 10.1111/nph.17610
5. Kutschera U, Deng Z, Osés-Prieto JA, et al. Cessation of coleoptile elongation and loss of auxin sensitivity in developing rye seedlings: A quantitative proteomic analysis. *Plant Signal Behav.* 2010;5(5):509–517. DOI: 10.4161/psb.11210
6. Inada N, Sakai A, Kuroiwa H, Kuroiwa T. Three-dimensional progression of programmed death in the rice coleoptile. *Int Rev Cytol.* 2002;218:221–258. DOI: 10.1016/s0074-7696(02)18014-4
7. Zhao X, Niu Y, Hossain Z, et al. New insights into light spectral quality inhibits the plasticity elongation of maize mesocotyl and coleoptile during seed germination. *Front Plant Sci.* 2023;14:1152399. DOI: 10.3389/fpls.2023.1152399
8. Kawai M, Uchimiya H. Coleoptile senescence in rice (*Oryza sativa* L.). *Ann Bot.* 2000;86(2):405–414. DOI: 10.1006/anbo.2000.1199
9. Takahashi H, Saika H, Matsumura H, et al. Cell division and cell elongation in the coleoptile of rice *alcohol dehydrogenase 1*-deficient mutant are reduced under complete submergence. *Ann Bot.* 2011;108(2):253–261. DOI: 10.1093/aob/mcr137
10. Edwards JM, Roberts TH, Atwell BJ. Quantifying ATP turnover in anoxic coleoptiles of rice (*Oryza sativa*) demonstrates preferential allocation of energy to protein synthesis. *J Exp Bot.* 2012;63(12):4389–4402. DOI: 10.1093/jxb/ers114
11. O'Sullivan PA, Weiss GM, Friesen D. Tolerance of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) to trifluralin deep-incorporated in the autumn or spring. *Weed Res.* 1985;25(4):275–280. DOI: 10.1111/j.1365-3180.1985.tb00645.x
12. Brown PR, Singleton GR, Tann CR, Mock I. Increasing sowing depth to reduce mouse damage to winter crops. *Crop Prot.* 2003;22(4):653–660. DOI: 10.1016/S0261-2194(03)00006-1
13. Rebetzke GJ, Zheng B, Chapman SC. Do wheat breeders have suitable genetic variation to overcome short coleoptiles and poor establishment in the warmer soils of future climates? *Funct Plant Biol.* 2016;43(10):961–972. DOI: 10.1071/FP15362
14. Atwell BJ, Waters I, Greenway H. The effect of oxygen and turbulence on elongation of coleoptiles of submergence-tolerant and -intolerant rice cultivars. *J Exp Bot.* 1982;33(5):1030–1044. DOI: 10.1093/jxb/33.5.1030
15. Bogdanova EM, Bertova AD, Kirpichnikova AA, et al. Growth and viability of coleoptiles under oxygen deficiency in *Oryza sativa* L. FROM the collection of the federal rice research center. *Agricultural Biology.* 2023;58(3):538–553. DOI: 10.15389/agrobio.2023.3.538rus
16. Huang S, Shingaki-Wells RN, Petereit J, et al. Temperature-dependent metabolic adaptation of *Triticum aestivum* seedlings to anoxia. *Sci Rep.* 2018;8:6151. DOI: 10.1038/s41598-018-24419-7
17. Luo H, Hill CB, Zhou G, et al. Genome-wide association mapping reveals novel genes associated with coleoptile length in a worldwide collection of barley. *BMC Plant Biol.* 2020;20:346. DOI: 10.1186/s12870-020-02547-5
18. Sharova EI. *Cell wall of plants*. Saint Petersburg: SPbU Publ., 2004. 156 p. (In Russ.)
19. Cosgrove DJ. Growth of the plant cell wall. *Nat Rev Mol Cell Biol.* 2005;6(11):850–861. DOI: 10.1038/nrm1746
20. Gorshkova TA. *Plant cell wall as a dynamic system*. Moscow: Nauka, 2007. 429 p. (In Russ.)
21. Freshour G, Clay RP, Fuller MS, et al. Developmental and tissue-specific structural alterations of the cell-wall polysaccharides of *Arabidopsis thaliana* roots. *Plant Physiol.* 1996;110(4):1413–1429. DOI: 10.1104/pp.110.4.1413
22. Goudenhooff C, Siniscalco D, Arnould O, et al. Investigation of the mechanical properties of flax cell walls during plant development: The relation between performance and cell wall structure. *Fibers.* 2018;6(1):6. DOI: 10.3390/fib6010006
23. Samalova M, Gahurova E, Hejatko J. Expansin-mediated developmental and adaptive responses: A matter of cell wall biomechanics? *Quant Plant Biol.* 2022;3: e11. DOI: 10.1017/qpb.2022.6
24. Gibeaut DM, Pauly M, Bacic A, Fincher GB. Changes in cell wall polysaccharides in developing barley (*Hordeum vulgare*) coleoptiles. *Planta.* 2005;221:729–738. DOI: 10.1007/s00425-005-1481-0
25. Kozlova LV, Snegireva AV, Gorshkova TA. Distribution and structure of mixed linkage glucan at different stages of elongation of maize root cells. *Russ J Plant Physiol.* 2012;59(3):339–347. DOI: 10.1134/S1021443712030090
26. Li J, Dickerson TJ, Hoffmann-Benning S. Contribution of proteomics in the identification of novel proteins associated with plant growth. *J Proteome Res.* 2013;12(11):4882–4889. DOI: 10.1021/pr400608d
27. Niu L, Huang W, Liu L, et al. Differential abundance proteins associated with rapid growth of etiolated coleoptiles in maize. *Plant Direct.* 2021;5(6):e00332. DOI: 10.1002/pld3.332
28. Long Y, Cheddadi I, Mosca G, et al. Cellular heterogeneity in pressure and growth emerges from tissue topology and geometry. *Curr Biol.* 2020;30(8):1504–1516.e8. DOI: 10.1016/j.cub.2020.02.027
29. Ali O, Cheddadi I, Landrein B, Long Y. Revisiting the relationship between turgor pressure and plant cell growth. *New Phytol.* 2023;238(1):62–69. DOI: 10.1111/nph.18683
30. Li Y, Zeng H, Xu F, et al. H<sup>+</sup>-ATPases in plant growth and stress responses. *Annu Rev Plant Biol.* 2022;73:495–521. DOI: 10.1146/annurev-arplant-102820-114551
31. Kaiser S, Scheuring D. To lead or to follow: Contribution of the plant vacuole to cell growth. *Front Plant Sci.* 2020;11:553. DOI: 10.3389/fpls.2020.00553
32. Duckney PJ, Wang P, Hussey PJ. Membrane contact sites and cytoskeleton-membrane interactions in autophagy. *FEBS Lett.* 2022;596(17):2093–2103. DOI: 10.1002/1873-3468.14414
33. Kaiser S, Eisele S, Scheuring D. Vacuolar occupancy is crucial for cell elongation and growth regardless of the underlying mechanism. *Plant Signal Behav.* 2021;16(8):e1922796. DOI: 10.1080/15592324.2021.1922796
34. Deamer DW, Bramhall J. Permeability of lipid bilayers to water and ionic solutes. *Chem Phys Lipids.* 1986;40(2–4):167–188. DOI: 10.1016/0009-3084(86)90069-1
35. Kurowska MM. Aquaporins in cereals — important players in maintaining cell homeostasis under abiotic stress. *Genes.* 2021;12(4):477. DOI: 10.3390/genes12040477
36. Kudoyarova G, Veselov D, Yemelyanov V, Shishova M. The role of aquaporins in plant growth under conditions of oxygen deficiency. *Int J Mol Sci.* 2022;23(17):10159. DOI: 10.3390/ijms231710159
37. Martre P, Morillon R, Barrieu F, et al. Plasma membrane aquaporin play a significant role during recovery from water deficit. *Plant Physiol.* 2002;130(4):2101–2110. DOI: 10.1104/pp.009019

38. Hachez C, Zelazny E, Chaumont F. Modulating the expression of aquaporin genes in planta: A key to understand their physiological functions? *Biochim Biophys Acta*. 2006;1758(8):1142–1156. DOI: 10.1016/j.bbamem.2006.02.017
39. Wang Y, Zhao Z, Liu F, et al. Versatile roles of aquaporins in plant growth and development. *Int J Mol Sci*. 2020;21(24):9485. DOI: 10.3390/ijms21249485
40. Moshelion M, Hachez C, Ye Q, et al. Membrane water permeability and aquaporin expression increase during growth of maize suspension cultured cells. *Plant Cell Environ*. 2009;32(10):1334–1345. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2009.02001.x
41. Zhou J-Y, Hao D-L, Yang G-Z. Regulation of cytosolic pH: The contributions of plant plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPases and multiple transporters. *Int J Mol Sci*. 2021;22(23):12998. DOI: 10.3390/ijms222312998
42. Raghavendra AS, Ye W, Kinoshita T. Editorial: pH as a signal and secondary messenger in plant cells. *Front Plant Sci*. 2023;14:1148689. DOI: 10.3389/fpls.2023.1148689
43. Barbez E. Root growth: Orchestrating pH levels in plants. *eLife*. 2023;12:e91025. DOI: 10.7554/eLife.91025
44. Palmgren MG. Plant plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPases: Powerhouses for nutrient uptake. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*. 2001;52:817–845. DOI: 10.1146/annurev.arplant.52.1.817
45. Pedersen CN, Axelsen KB, Harper JF, Palmgren MG. Evolution of plant P-type ATPases. *Front Plant Sci*. 2012;3:31. DOI: 10.3389/fpls.2012.00031
46. Arango M, Gévaudant F, Oufattole M, Boutry M. The plasma membrane proton pump ATPase: the significance of gene subfamilies. *Planta*. 2003;216(3):355–365. DOI: 10.1007/s00425-002-0856-8
47. Toda Y, Wang Y, Takahashi A, et al. *Oryza sativa* H<sup>+</sup>-ATPase (OSA) is involved in the regulation of dumbbell-shaped guard cells of rice. *Plant Cell Physiol*. 2016;57(6):1220–1230. DOI: 10.1093/pcp/pcw070
48. Falhof J, Pedersen JT, Fuglsang AT, Palmgren M. Plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase regulation in the center of plant physiology. *Mol Plant*. 2016;9(3):323–337. DOI: 10.1016/j.molp.2015.11.002
49. Camoni L, Di Lucente C, Pallucca R, et al. Binding of phosphatidic acid to 14-3-3 proteins hampers their ability to activate the plant plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase. *IUBMB Life*. 2012;64(8):710–716. DOI: 10.1002/iub.1058
50. Hager A, Debus G, Edel HG, et al. Auxin induces exocytosis and the rapid synthesis of a high-turnover pool of plasma-membrane H<sup>+</sup>-ATPase. *Planta*. 1991;185(4):527–537. DOI: 10.1007/BF00202963
51. Rudashevskaya EL, Kirpichnikova AA, Shishova MF. Activity of plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase in coleoptile cells during development of maize seedlings. *Russ J Plant Physiol*. 2005;52(4):504–510. DOI: 10.1007/s11183-005-0074-x
52. Rudashevskaya EL, Yakovlev AYu, Yakovleva OV, Shishova MF. Alteration of plasmalemma H<sup>+</sup>-ATPase activity in maize coleoptile cells at different age of seedlings. *Cell Tissue Biol*. 2009;3(2):143–148. DOI: 10.1134/S1990519X09020059
53. Shishova MF, Tankelyun OV, Rudashevskaya EL, et al. Alteration of transport activity of proton pumps in coleoptile cells during early development stages of maize seedlings. *Russ J Dev Biol*. 2012;43(6):342–352. DOI: 10.1134/S1062360412060070
54. Ratajczak R. Structure, function and regulation of the plant vacuolar H<sup>(+)</sup>-translocating ATPase. *Biochim Biophys Acta*. 2000;1465(1–2):17–36. DOI: 10.1016/s0005-2736(00)00129-2
55. Sze H, Schumacher K, Müller ML, et al. A simple nomenclature for a complex proton pump: *VHA* genes encode the vacuolar H<sup>+</sup>-ATPase. *Trends Plant Sci*. 2002;7(4):157–161. DOI: 10.1016/s1360-1385(02)02240-9
56. Kabata K, Janicka M. Structural and functional diversity of two ATP-driven plant proton pumps. *Int J Mol Sci*. 2023;24(5):4512. DOI: 10.3390/ijms24054512
57. Chen T, Mikhaylova YuV, Shishova MF. Molecular phylogenetic analysis of the tonoplast H<sup>+</sup>-ATPase subunits. *Russ J Genet Appl Res*. 2017;7(6):592–606. DOI: 10.1134/S207905971706003X
58. Lupanga U, Rohrich R, Askani J, et al. The Arabidopsis V-ATPase is localized to the TGN/EE via a seed plant-specific motif. *eLife*. 2020;9:e60568. DOI: 10.7554/eLife.60568
59. Schumacher K, Krebs M. The V-ATPase: Small cargo, large effects. *Curr Opin Plant Biol*. 2010;13(6):724–730. DOI: 10.1016/j.pbi.2010.07.003
60. Seidel T. The plant V-ATPase. *Front Plant Sci*. 2022;13:931777. DOI: 10.3389/fpls.2022.931777
61. Klychnikov OI, Li KW, Lill H, de Boer AH. The V-ATPase from etiolated barley (*Hordeum vulgare* L.) shoots is activated by blue light and interacts with 14-3-3 proteins. *J Exp Bot*. 2007;58(5):1013–1023. DOI: 10.1093/jxb/erl261
62. Lüttge U, Fischer-Schliebs E, Ratajczak R. The H<sup>+</sup>-pumping V-ATPase of higher plants: A versatile eco-enzyme in response to environmental stress. *Cell Biol Mol Lett*. 2001;6(2A):356–361.
63. Maeshima M. Vacuolar H<sup>(+)</sup>-pyrophosphatase. *Biochim Biophys Acta*. 2000;1465(1–2):37–51. DOI: 10.1016/s0005-2736(00)00130-9
64. Neuhaus HE, Trentmann O. Regulation of transport processes across the tonoplast. *Front Plant Sci*. 2014;5:460. DOI: 10.3389/fpls.2014.00460
65. Ferjani A, Segami S, Horiguchi G, et al. Keep an eye on PPI: The vacuolar-type H<sup>+</sup>-pyrophosphatase regulates postgerminative development in *Arabidopsis*. *Plant Cell*. 2011;23(8):2895–2908. DOI: 10.1105/tpc.111.085415
66. Khadilkar AS, Yadav UP, Salazar C, et al. Constitutive and companion cell-specific overexpression of *AVP1*, encoding a proton-pumping pyrophosphatase, enhances biomass accumulation, phloem loading, and long-distance transport. *Plant Physiol*. 2016;170(1):401–414. DOI: 10.1104/pp.15.01409
67. Primo C, Pizzio GA, Yang J, et al. Plant proton pumping pyrophosphatase: The potential for its pyrophosphate synthesis activity to modulate plant growth. *Plant Biol*. 2019;21(6):989–996. DOI: 10.1111/plb.13007
68. Zhang Y, Feng X, Wang L, et al. The structure, functional evolution, and evolutionary trajectories of the H<sup>+</sup>-PPase gene family in plants. *BMC Genom*. 2020;21:195. DOI: 10.1186/s12864-020-6604-2
69. Lin S-M, Tsai J-Y, Hsiao C-D, et al. Crystal structure of a membrane-embedded H<sup>+</sup>-translocating pyrophosphatase. *Nature*. 2012;484(7394):399–404. DOI: 10.1038/nature10963
70. Hsu Y-D, Huang Y-F, Pan Y-J, et al. Regulation of H<sup>+</sup>-pyrophosphatase by 14-3-3 Proteins from *Arabidopsis thaliana*. *J Membr Biol*. 2018;251(2):263–276. DOI: 10.1007/s00232-018-0020-4
71. Segami S, Asaoka M, Kinoshita S, et al. Biochemical, structural and physiological characteristics of vacuolar H<sup>+</sup>-pyrophosphatase. *Plant Cell Physiol*. 2018;59(7):1300–1308. DOI: 10.1093/pcp/pcy054
72. Baroncelli S, Lercari B, Cionini PG, et al. Effect of light and gibberellic acid on coleoptile and first-foilage-leaf growth in durum wheat (*Triticum durum* Desf.). *Planta*. 1984;160(4):298–304. DOI: 10.1007/BF00393410
73. Yin C-C, Ma B, Collinge DP, et al. Ethylene responses in rice roots and coleoptiles are differentially regulated by a carotenoid isomerase-

- mediated abscisic acid pathway. *Plant Cell*. 2015;27(4):1061–1081. DOI: 10.1105/tpc.15.00080
- 74.** Kutschera U, Wang Z-Y. Growth-limiting proteins in maize coleoptiles and the auxin-brassinosteroid hypothesis of mesocotyl elongation. *Protoplasma*. 2016;253(1):3–14. DOI: 10.1007/s00709-015-0787-4
- 75.** Rayle DL, Cleland R. Enhancement of wall loosening and elongation by acid solution. *Plant Physiol*. 1970;46(2):250–253. DOI: 10.1104/pp.46.2.250
- 76.** Nishitani K, Vissenberg K. Roles of the XTH protein family in the expanding cell. In: Verbelen JP, Vissenberg K, editors. *The expanding cell. Plant cell monographs*. Berlin, Heidelberg, New York: Springer, 2006. Vol. 5. P. 89–116. DOI: 10.1007/7089\_2006\_072
- 77.** Hocq L, Pelloux J, Lefebvre V. Connecting homogalacturonan-type pectin remodeling to acid growth. *Trends Plant Sci*. 2017;22(1):20–29. DOI: 10.1016/j.tplants.2016.10.009
- 78.** Cosgrove DJ. Plant expansins: Diversity and interactions with plant cell walls. *Curr Opin Plant Biol*. 2015;25:162–172. DOI: 10.1016/j.cpb.2015.05.014
- 79.** McQueen-Mason S, Durachko DM, Cosgrove DJ. Two endogenous proteins that induce cell wall extension in plants. *Plant Cell*. 1992;4(11):1425–1433. DOI: 10.1105/tpc.4.11.1425
- 80.** Du M, Spalding EP, Gray WM. Rapid auxin-mediated cell expansion. *Annu Rev Plant Biol*. 2020;71:379–402. DOI: 10.1146/annurev-arplant-073019-025907
- 81.** Dharmasiri N, Dharmasiri S, Estelle M. The F-box protein TIR1 is an auxin receptor. *Nature*. 2005;435(7041):441–445. DOI: 10.1038/nature03543
- 82.** Dreher KA, Brown J, Saw RE, Callis J. The *Arabidopsis* Aux/IAA protein family has diversified in degradation and auxin responsiveness. *Plant Cell*. 2006;18(3):699–714. DOI: 10.1105/tpc.105.039172
- 83.** Takahashi K, Hayashi K-i, Kinoshita T. Auxin activates the plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase by phosphorylation during hypocotyl elongation in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*. 2012;159(2):632–641. DOI: 10.1104/pp.112.196428
- 84.** Stortenbeker N, Bemer M. The SAUR gene family: The plant's toolbox for adaptation of growth and development. *J Exp Bot*. 2019;70(1):17–27. DOI: 10.1093/jxb/ery332
- 85.** Lin W, Zhou X, Tang W, et al. TMK-based cell-surface auxin signalling activates cell-wall acidification. *Nature*. 2021;599(7884):278–282. DOI: 10.1038/s41586-021-03976-4
- 86.** Kirpichnikova AA, Rudashevskaya EL, Yemelyanov VV, Shishova MF. Ca<sup>2+</sup>-Transport through plasma membrane as a test of auxin sensitivity. *Plants*. 2014;3(2):209–222. DOI: 10.3390/plants3020209
- 87.** Fendrych M, Leung J, Friml J. TIR1/AFB-Aux/IAA auxin perception mediates rapid cell wall acidification and growth of *Arabidopsis* hypocotyls. *eLife*. 2016;5: e19048. DOI: 10.7554/eLife.19048
- 88.** Xia L, Mar Marqués-Bueno M, Karnik R. Trafficking SNARE SYP<sub>132</sub> partakes in auxin-associated root growth. *Plant Physiol*. 2020;182(4):1836–1840. DOI: 10.1104/pp.19.01301
- 89.** Liu S, Chen H. Ethylene signaling facilitates plant adaptation to physical barriers. *Front Plant Sci*. 2021;12:697988. DOI: 10.3389/fpls.2021.697988
- 90.** Binder BM. Ethylene signaling in plants. *J Biol Chem*. 2020;295(22):7710–7725. DOI: 10.1074/jbc.REV120.010854
- 91.** Yin C-C, Huang Y-H, Zhang X, et al. Ethylene-mediated regulation of coleoptile elongation in rice seedlings. *Plant Cell Environ*. 2023;46(4):1060–1074. DOI: 10.1111/pce.14492
- 92.** Wang J-H, Gu K-D, Zhang Q-Y, et al. Ethylene inhibits malate accumulation in apple by transcriptional repression of *aluminum-activated malate transporter 9* via the WRKY31-ERF72 network. *New Phytol*. 2023;239(3):1014–1034. DOI: 10.1111/nph.18795
- 93.** Tungngoen K, Kongsawadworakul P, Viboonjun U, et al. Involvement of *HbPIP2;1* and *HbTIP1;1* aquaporins in ethylene stimulation of latex yield through regulation of water exchanges between inner liber and latex cells in *Hevea brasiliensis*. *Plant Physiol*. 2009;151(2):843–856. DOI: 10.1104/pp.109.140228
- 94.** Karcz W, Kurtyka R. Effect of cadmium on growth, proton extrusion and membrane potential in maize coleoptile segments. *Biol Plant*. 2007;51(4):713–719. DOI: 10.1007/s10535-007-0147-0
- 95.** González Á, Ayerbe L. Response of coleoptiles to water deficit: Growth, turgor maintenance and osmotic adjustment in barley plants (*Hordeum vulgare* L.). *Agric Sci*. 2011;2(3):159–166. DOI: 10.4236/as.2011.23022
- 96.** Nizam I. Effects of salinity stress on water uptake, germination and early seedling growth of perennial ryegrass. *Afr J Biotechnol*. 2011;10(51):10418–10424. DOI: 10.5897/AJB11.1243
- 97.** Wu Y-S, Yang C-Y. Comprehensive transcriptomic analysis of auxin responses in submerged rice coleoptile growth. *Int J Mol Sci*. 2020;21(4):1292. DOI: 10.3390/ijms21041292
- 98.** Chirkova T, Yemelyanov V. The study of plant adaptation to oxygen deficiency in Saint Petersburg University. *Biol Commun*. 2018;63(1):17–31. DOI: 10.21638/spbu03.2018.104
- 99.** Turner FT, Chen C-C, Mccauley GN. Morphological development of rice seedlings in water at controlled oxygen levels. *Agron J*. 1981;73(3):566–568. DOI: 10.2134/agronj1981.00021962007300030037x
- 100.** Ismail AM, Ella ES, Vergara GV. Mechanisms associated with tolerance to submergence during germination and early seedling growth in rice (*Oryza sativa*). *Ann Bot*. 2009;103(2):197–209. DOI: 10.1093/aob/mcn211
- 101.** Su X, Wu H, Xiang J, et al. Evaluation of submergence tolerance of different rice genotypes at seedling emergence stage under water direct seeding. *OALib J*. 2022;9: e8706. DOI: 10.4236/oalib.1108706
- 102.** Kordan HA. Patterns of shoot and root growth in rice seedlings germinating under water. *J Appl Ecol*. 1974;11(2):685–690. DOI: 10.2307/2402218
- 103.** Shiono K, Koshide A, Iwasaki K, et al. Imaging the snorkel effect during submerged germination in rice: Oxygen supply via the coleoptile triggers seminal root emergence underwater. *Front Plant Sci*. 2022;13:946776. DOI: 10.3389/fpls.2022.946776
- 104.** Narsai R, Edwards JM, Roberts TH, et al. Mechanisms of growth and patterns of gene expression in oxygen-deprived rice coleoptiles. *Plant J*. 2015;82(1):25–40. DOI: 10.1111/tbj.12786
- 105.** Hsu S-K, Tung C-W. RNA-Seq analysis of diverse rice genotypes to identify the genes controlling coleoptile growth during submerged germination. *Front Plant Sci*. 2017;8:762. DOI: 10.3389/fpls.2017.00762
- 106.** Lasanthi-Kudahettige R, Magneschi L, Loreti E, et al. Transcript profiling of the anoxic rice coleoptile. *Plant Physiol*. 2007;144(1):218–231. DOI: 10.1104/pp.106.093997
- 107.** Magneschi L, Lasanthi-Kudahettige R, Alpi A, Perata P. Expansin gene expression and anoxic coleoptile elongation in rice cultivars. *J Plant Physiol*. 2009;166(14):1576–1580. DOI: 10.1016/j.jplph.2009.03.008
- 108.** Lee T-M, Lin Y-H. Peroxidase activity in relation to ethylene-induced rice (*Oryza sativa* L.) coleoptile elongation. *Bot Bull Acad Sin*. 1996;37(4):239–245.



- 109.** Ishizawa K, Esashi Y. Gaseous factors involved in the enhanced elongation of rice coleoptiles under water. *Plant Cell Environ.* 1984;7(4):239–245. DOI: 10.1111/1365-3040.ep11589438
- 110.** Hager A. *Avena* coleoptile segments: Hyperelongation growth after anaerobic treatment. *Z Naturforsch C.* 1980;35(9):794–804. DOI: 10.1515/znc-1980-9-1022
- 111.** Yemelyanov VV, Chirkova TV, Lindberg SM, Shishova MF. Potassium efflux and cytosol acidification as primary anoxia-induced events in wheat and rice seedlings. *Plants.* 2020;9(9):1216. DOI: 10.3390/plants9091216
- 112.** Baykov AA, Malinen AM, Luoto HH, Lahti R. Pyrophosphate-fueled Na<sup>+</sup> and H<sup>+</sup> transport in prokaryotes. *Microbiol Mol Biol Rev.* 2013;77(2):267–276. DOI: 10.1128/MMBR.00003-13
- 113.** Carystinos GD, MacDonald HR, Monroy AF, et al. Vacuolar H<sup>(+)</sup>-translocating pyrophosphatase is induced by anoxia or chilling in seedlings of rice. *Plant Physiol.* 1995;108(2):641–649. DOI: 10.1104/pp.108.2.641
- 114.** Mohanty B. Promoter architecture and transcriptional regulation of genes upregulated in germination and coleoptile elongation of diverse rice genotypes tolerant to submergence. *Front Genet.* 2021;12:639654. DOI: 10.3389/fgene.2021.639654
- 115.** Pegoraro R, Mapelli S, Torti G, Bertani A. Indole-3-acetic acid and rice coleoptile elongation under anoxia. *J Plant Growth Regul.* 1988;7:85–94. DOI: 10.1007/BF02025378
- 116.** Horton RF. The effect of ethylene and other regulators on coleoptile growth of rice under anoxia. *Plant Sci.* 1991;79(1):57–62. DOI: 10.1016/0168-9452(91)90069-K
- 117.** Nghi KN, Tondelli A, Vale G, et al. Dissection of coleoptile elongation in *japonica* rice under submergence through integrated genome-wide association mapping and transcriptional analyses. *Plant Cell Environ.* 2019;42(6):1832–1846. DOI: 10.1111/pce.13540
- 118.** Nghi KN, Tagliani A, Mariotti L, et al. Auxin is required for the long coleoptile trait in *japonica* rice under submergence. *New Phytol.* 2021;229(1):85–93. DOI: 10.1111/nph.16781
- 119.** Bailey-Serres J, Fukao T, Gibbs DJ, et al. Making sense of low oxygen sensing. *Trends Plant Sci.* 2012;17(3):129–138. DOI: 10.1016/j.tplants.2011.12.004

## ОБ АВТОРАХ

**Анастасия Алексеевна Кирпичникова;**

ORCID: 0000-0001-5133-5175; eLibrary SPIN: 9960-9527;  
e-mail: nastin1972@mail.ru

**Гюзель Радомесовна Кудоярова,** д-р биол. наук, профессор;

ORCID: 0000-0001-6409-9976; eLibrary SPIN: 6130-3083;  
e-mail: guzel@anrb.ru

**Владислав Владимирович Емельянов,** канд. биол. наук, доцент;

ORCID: 0000-0003-2323-5235; eLibrary SPIN: 9460-1278;  
e-mail: bootika@mail.ru

**\*Мария Федоровна Шишова,** д-р биол. наук, профессор;

адрес: Россия, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 7/9; ORCID: 0000-0003-3657-2986; eLibrary SPIN: 7842-7611;  
e-mail: mshishova@mail.ru

## AUTHORS' INFO

**Anastasiia A. Kirpichnikova;**

ORCID: 0000-0001-5133-5175; eLibrary SPIN: 9960-9527;  
e-mail: nastin1972@mail.ru

**Guzel R. Kudoyarova,** Dr. Sci. (Biology), Professor;

ORCID: 0000-0001-6409-9976; eLibrary SPIN: 6130-3083;  
e-mail: guzel@anrb.ru

**Vladislav V. Yemelyanov,** Cand. Sci. (Biology), Assistant Professor;

ORCID: 0000-0003-2323-5235; eLibrary SPIN: 9460-1278;  
e-mail: bootika@mail.ru

**\*Maria F. Shishova,** Dr. Sci. (Biology), Professor;

address: 7/9 Universitetskaya emb., 199034, Saint Petersburg, Russia;  
ORCID: 0000-0003-3657-2986; eLibrary SPIN: 7842-7611;  
e-mail: mshishova@mail.ru

\* Автор, ответственный за переписку / Corresponding author