ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

<http://ecobiotech-journal.ru>

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА УРОВНЯ ИУК, АБК И ЦИТОКИНИНОВ В ЭМБРИОГЕНЕЗЕ *IN VIVO* ЯЧМЕНЯ СОРТА СТЕПТОЕ И ЕГО АБК-ДЕФИЦИТНОГО МУТАНТА AZ34

Сельдимирова О.А., Круглова Н.Н.,
Галин И.Р., Веселов Д.С.

Уфимский институт биологии Уфимского
федерального исследовательского центра РАН, Уфа
E-mail: o_seldimirova@mail.ru

Изучена динамика содержания ряда эндогенных фитогормонов (ИУК, АБК и цитокининов) в развивающихся зерновках ячменя (*Hordeum vulgare* L.) сорта Steptoe и его АБК-дефицитного мутанта AZ34. Установлено, что, по сравнению с исходной формой, АБК-дефицитный мутант характеризуется пониженным содержанием АБК, повышенным содержанием ИУК и цитокининов. Выявлено, что в сравнении с сортом Steptoe у AZ34 наблюдаются увеличение длительности периода развития зародыша/зерновки, а также нарушения в строении coleorhiza зрелого зародыша на стадии полной спелости зерновки.

Ключевые слова: ячмень, *Hordeum vulgare* L., эмбриогенез, эндогенные фитогормоны

COMPARATIVE EVALUATION OF IAA, ABA AND CYTOKININ LEVELS DURING THE EMBRYOGENESIS *IN VIVO* OF BARLEY CV. STEPTOE AND ITS ABA-DEFICIENT MUTANT AZ34

Seldimirova O.A., Kruglova N.N.,
Galin I.R., Veselov D.S.

Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research
Centre of the Russian Academy of Sciences, Ufa
E-mail: o_seldimirova@mail.ru

The dynamics of the content of a number of endogenous phytohormones (IAA, ABA, and cytokinins) in developing kernels of barley (*Hordeum vulgare* L.) cv. Steptoe and its ABA-deficient mutant AZ34 was studied. It has been established that, compared with the initial form, ABA-deficient mutant is characterized by a low level of ABA, a higher levels of IAA and cytokinins. It was revealed that, in comparison with the cv. Steptoe variety, AZ34 shows an increase in the duration of the development of the embryo/kernel, as well as anomalies in the coleorhiza structure of the mature embryo at the stage of full ripeness of the kernel.

Keywords: barley (*Hordeum vulgare* L.), embryogenesis, endogenous phytohormones

Поступила в редакцию: 19.11.2018

DOI: [10.31163/2618-964X-2018-1-3-134-142](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2018-1-3-134-142)

ВВЕДЕНИЕ

Эмбриогенез растений – интегральный физиологический процесс, определяющая роль в регуляции которого отводится фитогормонам. В результате многочисленных экспериментов установлено, что именно гормоны (в основном ауксины и цитокинины) являются основным фактором управления программами морфогенеза в целом и эмбриогенеза в частности [Finkelstein, 2010; Медведев, Шарова, 2011; Polar auxin ..., 2013]. Роль гормонов в эмбриогенезе изучаются с середины прошлого века, и публикации на эту тему не иссякают до настоящего времени, при доминировании исследований роли цитокининов и ауксинов в развитии меристем в постэмбриональном развитии побега и корня [Růžicka et al., 2009; Su et al., 2011; Bielach et al., 2012; Cheng et al., 2013; Додуева и др., 2014; Schaller et al., 2015 и мн. др.]. Данные о содержании АБК касаются, как правило, накопления запасных веществ в зародышах [Ahmadi, Baker, 1999; Finkelstein, 2010], созревания зародышей и покоя семян [Jones, Brenner, 1987; Kawakami et al., 1997; Suzuki et al., 2000;

Finkelstein, 2010; Wu et al., 2011; Cheng et al., 2013], прорастания семян [Николаева, 1991; Paiva, Kriz, 1994; An, Lin, 2011].

В связи с этим цель работы состояла в определении количественного содержания эндогенных фитогормонов (АБК, ИУК и цитокининов) в динамике развития в формирующихся зерновках ячменя сорта Steptoe и его АБК-дефицитного мутанта AZ34.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили ячмень сорта Steptoe и его АБК-дефицитный мутант AZ34. Для экспериментов использовали донорные растения, выращенные в полевых условиях научного стационара Уфимского Института биологии УФИЦ РАН (Уфимский район, сезон 2018 г.).

Для формирования полноценных зерновок, содержащих зародыши, проводили искусственное опыление. Соответствие фаз развития зародышей стадиям развития зерновок оценивали визуально через определенные сутки после опыления (СПО) согласно периодизациям [Батыгина, 1987; Круглова, 2012] с использованием стереомикроскопа Technival 2 (Carl Zeiss, Germany).

Постоянные гистологические препараты зерновок на 30-е СПО готовили согласно [Световой микроскоп ..., 2013] с применением микротомы HM 325 (Microm, Germany) и окрашиванием 2 %-ным ацетофуксином или 0.1 %-ным толудиновым синим. Препараты анализировали с использованием светового микроскопа Axio Imager.A1 light microscope (Carl Zeiss, Jena, Germany), оснащенного объективом EC Plan-NEOFLURAL 10×/0.3, и фотографировали с использованием цифровой камеры AxioCam MRc5 с программным обеспечением Axio Vision 4.7 (Carl Zeiss, Jena, Germany).

Содержание эндогенных гормонов определяли методом твердофазного иммуноферментного анализа. Для этого растительный материал гомогенизировали, экстрагировали 80% этанолом и инкубировали в холодильной камере при 4°C в течение ночи. Далее проводили фильтрацию гомогенизата с помощью бумажных фильтров для отделения жидкой фазы и дальнейшего упаривания фильтрата до водного остатка. Экстракцию ИУК и АБК из аликвоты водного остатка проводили по модифицированной схеме с уменьшением объема [Veslov et al., 1992; Vysotskaya et al., 2008]. Водный остаток с помощью 1N HCl подкисляли до pH 2–3 и проводили экстракцию диэтиловым эфиром в соотношении 1:5 (органическая фаза/водная фаза). Из объединенной органической фазы ИУК и АБК рекстрагировали 1% раствором гидрокарбоната натрия, взятым в соотношении 1:3 (водная фаза/органическая фаза). Органическую фазу отделяли и отбрасывали, а из водной после подкисления до pH 2–3 вновь дважды экстрагировали ИУК и АБК диэтиловым эфиром и метилировали диазометаном. Полученная эфирная фаза упаривалась до сухого остатка. Для определения содержания гормонов сухой остаток с ИУК и АБК восстанавливали 100 мкл 80% раствора этанола, затем аликвоту в серии разведений добавляли в лунки планшетов и проводили иммуноферментный анализ в соответствующих тест-системах с использованием специфичных антител к ИУК и АБК. Содержание цитокининов определяли по [Kudoyarova et al., 2014]. Цитокинины из водного остатка концентрировали на предварительно смоченном картридже C18 (Sep-Pak Classic C18), промывали 20 мл дистиллированной воды и элюировали 5 мл 80% этанола. Полученную фазу подвергали испарению в ротационном испарителе. После испарения растворителя сухой остаток растворяли в 0.02 мл 80% этанола и наносили на пластины силикагеля Merck

50 × 200 × 0.25 мм 60 F-254 для разделения метаболитов цитокининов при помощи тонкослойной хроматографии (растворитель: 2-бутанол : 14М NH₄ОН*Н₂О в соотношении 6:1:2). По положению в УФ свете метчиков зеатина, зеатинрибозиды и зеатиннуклеотида определяли зоны нахождения соответствующих цитокининов в образцах. Гормоны элюировали натрий-фосфатным буфером (рН 7,2-7,4) в течение ночи при 4 °С, затем проводили их количественное определение с помощью иммуноферментного анализа.

Статистическую обработку полученных результатов проводили с применением программы Microsoft Office Excel 2010. На графиках представлены средние арифметические значения и ошибки средних.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе наблюдений было установлено, что зародыш ячменя сорта Steptoe проходил через следующие фазы развития: зигота (1-е СПО, blastomerization (2–5-е СПО), organogenesis (6–20-е СПО), сформированный зародыш (21–25-е СПО), зрелый зародыш (26–30-е СПО). Развитие зерновки проходило через стадии формирования (0–9-е СПО), молочной спелости (10–13-е СПО), восковой спелости (14–25-е СПО) и технической спелости (26–35-е СПО).

У AZ34, зародыш/зерновка которого также проходили через все вышеуказанные фазы/стадии развития, фаза organogenesis зародыша (6–25-е СПО), как и стадия восковой спелости зерновки (14–30-е СПО), были более длительными в сравнении с аналогичными фазой и стадией у сорта Steptoe.

Начальные количества эндогенной ИУК (рис. 1а) были сопоставимы в зерновках обоих объектов исследования в фазах зиготы и blastomerization зародыша/стадии формирования зерновки: 136.4±6.7 нг/г сырого веса у сорта Steptoe и 153.1±7.6 нг/г сырого веса у AZ34. В зерновках сорта Steptoe такое содержание ИУК сохранялось до 14-х СПО, затем резко возрастало, достигая максимума на 21-е СПО (504.2±17.2 нг/г сырого веса), а далее резко снижалось, достигая первоначального значения на 35-е СПО. В зерновках AZ34 содержание ИУК начинало возрастать раньше (начиная с 7-х СПО), максимальное содержание (682.6±13.3 нг/г сырого веса) наблюдалось на 28-е СПО, и этот показатель был более высоким, чем у сорта Steptoe. На 35-е СПО содержание ИУК в зерновках AZ34 было в 2 раза более высоким (353.7±10.6 нг/г сырого веса) по сравнению с первоначальным уровнем.

Данные по содержанию эндогенной АБК в зерновках изучаемых объектов отражены на рис. 1б. В ходе исследования установлено, что в формирующихся зерновках сорта Steptoe в фазе зиготы содержалось большее количество АБК по сравнению с AZ34 (2.5±0.1 и 1.6±0.1 нг/г сырого веса, соответственно). В ходе дальнейшего развития содержание АБК незначительно снижалось и достигало минимума на 7-е СПО в зерновках сорта Steptoe (0.6±0.03 нг/г сырого веса) и на 14-е СПО в зерновках AZ34 (0.4±0.02 нг/г сырого веса). В ходе развития зерновок сорта Steptoe наблюдалось медленное повышение уровня АБК (7–21-е СПО), а затем происходил резкий скачок повышения содержания АБК, приводивший к 2.5-кратному увеличению по сравнению с первоначальным уровнем ее содержания к 35-м СПО (5.6±0.3 нг/г сырого веса). В зерновках AZ34 увеличение количества АБК начиналось позже (с 14-х СПО), а содержание АБК на 35-е СПО достигало первоначального уровня (1.7±0.1 нг/г сырого веса).

Рис. 1. Содержание эндогенных ИУК (а), АБК (б) и цитокининов (в) в формирующихся зерновках ячменя сорта Steptoe и его АБК-дефицитного мутанта AZ34

Первоначальные количества цитокининов (рис. 1в) также были сопоставимы в зерновках сорта Steptoe и AZ34, но в зерновках AZ34 эти значения были более высокими. В ходе дальнейшего развития у обоих объектов исследования происходило постепенное увеличение содержания цитокининов в зерновках, достигая максимума на 14-е СПО

(88.4 ± 4.4 и 126.6 ± 6.3 нг/г сырого веса у сорта Steptoe и AZ34, соответственно). Затем количество цитокининов резко снижалось, достигая минимума на 28-е СПО (1.2 ± 0.01 и 1.3 ± 0.06 нг/г сырого веса у сорта Steptoe и AZ34, соответственно). Однако следует отметить, что содержание цитокининов в зерновках AZ34 всегда было более высоким по сравнению с сортом Steptoe.

Таким образом, в результате исследования выявлены сходство и различия в динамике содержания эндогенных фитогормонов (АБК, ИУК и цитокининов) в формирующихся зерновках ячменя сорта Steptoe и его АБК-дефицитного мутанта AZ34.

Известно, что АБК активирует ферменты, катализирующие распад цитокининов, и ингибирует экспрессию генов биосинтеза цитокининов, что, в свою очередь, приводит к снижению активности клеточных делений и торможению ростовых процессов [Веселов и др., 2017]. С одной стороны, это противоречит полученным нами данным о присутствии АБК на ранних стадиях развития зерновок. С другой стороны, проведены исследования, показавшие, что АБК индуцирует синтез лектинов в активно растущих меристематических тканях, что дает возможность предположить вовлечение лектинов в стимуляцию клеточных делений и регуляцию ростовых процессов [Шакирова, Безрукова, 2007]. Полученные же нами данные о увеличении содержания АБК в зерновках начиная со стадии восковой спелости согласуются со сведениями о важной роли АБК в регуляции созревания и покоя семян [Finkelstein, 2010].

Пары АБК/цитокинины и АБК/ауксины рассматриваются, как правило, с точки зрения их антагонистического взаимодействия [Du et al., 2012; Веселов и др., 2017]. Эта точка зрения подтверждается и нашими данными. У АБК-дефицитного мутанта AZ34 пониженное содержание АБК коррелирует с повышенным содержанием ИУК и цитокининов, что в свою очередь, ведет к увеличению длительности периодов развития как зародыша, так и зерновки.

Вызывают интерес данные гистологического анализа зрелых зародышей изученных объектов. Хорошо известно, что в отличие от других злаков, например от пшеницы, у ячменя имеются не один первичный зародышевый корень и несколько адвентивных корней, а 2-3 и более зародышевых корней, появление которых происходит не на конечных этапах эмбриогенеза, а одновременно с образованием центрального «главного» корня [Яковлев, 1950; Лухова, 1986]. Корни злаков закладываются эндогенно и располагаются в корневом влагалище – колеоризе. Большинство исследователей считают колеоризу злаков уникальным образованием, выполняющим защитную и гаусториальную функции [Соколовская, 1968 и др.]. Кроме того, колеориза играет важную роль при вхождении семени в период покоя, поскольку выполняет функции барьера, препятствующего прорастанию зародышевого корня. После индукции прорастания в колеоризе инициируются молекулярные изменения, связанные с метаболизмом АБК и изменением чувствительности к этому гормону, что приводит к разрушению колеоризы и прорастанию зародышевого корня [Barrego et al., 2009].

Из приведенных на рис. 2а данных видно, что в зрелом зародыше ячменя сорта Steptoe колеориза имеет типичное для злаков строение и представляет собой массивное образование, состоящее из многочисленных слоев клеток. У АБК-дефицитного мутанта AZ34 колеориза истончается, особенно в месте будущего прорыва корнем, и состоит из нескольких слоев клеток (рис. 2б) или же вообще представлена пленкой, являющейся остатками клеточных оболочек (рис. 2в). В некоторых случаях наблюдается полный прорыв корнем колеоризы (рис. 2г).

Таким образом, несмотря на внешнее морфологическое сходство зерновок, структура нижней части зрелого зародыша в области колеоризы у сорта Steptoe и его АБК-дефицитного

мутанта значительно различается. По-видимому, именно с этим связано выявленное нами более быстрое начало прорастания зерновок AZ34 при их проращивании в лабораторных условиях: спустя 9 час после начала проращивания по сравнению с 21 час у Steptoe (данные не представлены).

Рис. 2. Структурные особенности зрелых зародышей в области coleoptили у ячменя сорта Steptoe (a) и его АБК-дефицитного мутанта AZ34 (б–г).

Условные обозначения: Крз – coleoptиль, Крн – coleoptиль, КЧ – coleoptильной чехлик.

Масштаб: 200 мкм

Полученные данные об «аномальности» строения coleoptили и более быстрое прорастание зерновок АБК-дефицитного мутанта AZ34 согласуются с данными,

приведенными в работе [Wang et al., 1995], показавшими, что зародыши ячменя, не способные войти в период покоя, характеризуются отсутствием как синтеза *de novo* АБК, так и отсутствием чувствительности к экзогенной АБК.

Также следует обратить внимание на более крупные размеры зародышей АБК-дефицитного мутанта AZ34 по сравнению с сортом Steptoe (рис. 2). Возможно, это связано с повышенным содержанием цитокининов, стимулирующих клеточные деления. В свою очередь это приводит не только к увеличению длительности развития зародышей АБК-дефицитного мутанта, но и, по-видимому, к его более крупным размерам вследствие накопления клеточной массы.

Таким образом, сравнительная оценка уровня ИУК, АБК и цитокининов в клетках зародышей ячменя сорта Steptoe и его АБК-дефицитного мутанта AZ34 в динамике развития *in vivo* подтвердила важную роль соотношения концентраций эндогенных фитогормонов и их взаимодействия в процессе зиготического эмбриогенеза.

Способность фитогормонов влиять на концентрацию друг друга – одна из важных особенностей гормональной системы растений. Хотя эта закономерность не вызывает сомнений, имеющиеся данные о взаимодействии гормонов в процессе эмбриогенеза злаков весьма противоречивы и малочисленны, и для решения этого вопроса требуются дальнейшие исследования.

В работе использована приборная база Центра коллективного пользования “Агидель” УФИЦ РАН.

Работа выполнена при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 17-04-01477).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Батыгина Т.Б. Хлебное зерно: атлас. Л.: Наука. 1987. 281 с.
2. Веселов Д.С., Кудоярова Г.Р., Кудрякова Н.В., Кузнецов В.В. Роль цитокининов в стресс-устойчивости растений // Физиология растений. 2017. Т. 64. № 1. С. 19–32. DOI: [10.7868/S001533031701016X](https://doi.org/10.7868/S001533031701016X)
3. Веселов С.Ю. Использование антител для количественного определения, очистки и локализации регуляторов роста. Уфа: БашГУ, 1998. – 138 с.
4. Гусаковская М.А., Блинцов А.Н. Пространственное и временное распределение свободной и связанной форм АБК в завязях пшеницы и одуванчика в период активности яйцеклетки // Физиология растений. 2006. Т. 53. № 3. С. 397-401.
5. Гусаковская М.А., Блинцов А.Н., Бобкова А.Ф. О динамике свободной и связанной форм АБК у *Triticum aestivum* L. и *Taraxacum officinale* WEB. в начале эмбриогенеза // Вестник Московского ун-та. Сер. 16. Биология. 2005. № 4. С. 8–14.
6. Гусаковская М.А., Блинцов А.Н., Лебедева А.Ф. Сравнительный анализ пространственно-временного распределения эндогенных гормонов в завязях пшеницы и одуванчика в период активности яйцеклетки // Вестник Московского университета. Серия 16: Биология. 2008. № 3. С. 12-20.
7. Додуева И.Е., Ганчева М.С., Осипова М.А., Творогова В.Е., Лутова Л.А. Латеральные меристемы высших растений: фитогормональный и генетический контроль // Физиология растений. 2014. Т. 61. № 5. С. 611–631 DOI: [10.7868/S0015330314050066](https://doi.org/10.7868/S0015330314050066)

8. Круглова Н.Н. Периодизация эмбриогенеза пшеницы как методологический аспект биотехнологических разработок // Известия Уфимского научного центра РАН. 2012. № 2. С. 21–24.
9. Медведев С.С., Шарова Е.И. Биология развития растений. Т. 1. Начала биологии развития растений. Фитогормоны. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2011. 253 с.
10. Николаева М.Г. Участвует ли абсцизовая кислота в регуляции процессов формирования и прорастания семян? // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 8. С. 1144–1150.
11. Световой микроскоп как инструмент в биотехнологии растений / Н.Н. Круглова, О.В. Егорова, О.А. Сельдимирова, Д.Ю. Зайцев, А.Е. Зинатуллина. Уфа: Гилем, Башк. энцикл., 2013. 128 с.
12. Соколовская Т.Б. Природа органов зародыша злаков: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1968. 24 с.
13. Шакирова Ф.М., Безрукова М.В. Современные представления о предполагаемых функциях лектинов растений // Журнал общей биологии. 2007. Т. 68. № 2. С. 109–125.
14. Яковлев М. С. Структура эндосперма и зародыша злаков как систематический признак // Труды Бот. ин-та АН СССР. Сер. 7. 1950. Вып.1. С. 121–218.
15. Ahmadi A., Baker D.A. Effects of abscisic acid (ABA) on grain filling processes in wheat // Plant Growth Regul. 1999. V. 28. № 3. P. 187–197. DOI: [10.1023/A:1006223925694](https://doi.org/10.1023/A:1006223925694)
16. An Y.-Q., Lin L. Transcriptional regulatory programs underlying barley germination and regulatory functions of Gibberellin and abscisic acid // BMC Plant Biol. 2011. V. 11: 105. DOI: [10.1186/1471-2229-11-105](https://doi.org/10.1186/1471-2229-11-105)
17. Barrero J.M., Talbot M.J., White R.G., Jacobsen J.V., Gubler F. Anatomical and Transcriptomic Studies of the Coleorhiza Reveal the Importance of This Tissue in Regulating Dormancy in Barley // Plant Physiol. 2009. V. 150. № 2. P. 1006–1021. DOI: [10.1104/pp.109.137901](https://doi.org/10.1104/pp.109.137901)
18. Bielach A., Duclercq J., Marhavý P., Benková E. Genetic approach towards the identification of auxin –cytokinin crosstalk components involved in root development // Phil. Trans. R. Soc. B. 2012. V. 367. № 1595. P. 1469–1478. DOI: [10.1098/rstb.2011.0233](https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0233)
19. Cheng Z.J., Wang L., Sun W., Zhang Y., Zhou C., Su Y.H., Li W., Sun T.T., Zhao X.Y., Li X.G., Cheng Y., Zhao Y., Xie Q., Zhang X.S. Pattern of Auxin and Cytokinin Responses for Shoot Meristem Induction Results from the Regulation of Cytokinin Biosynthesis by AUXIN RESPONSE FACTOR3 // Plant Physiol. 2013. V. 161. №. 1. P. 240–251. DOI: [10.1104/pp.112.203166](https://doi.org/10.1104/pp.112.203166)
20. Du H., Wu N., Fu J., Wang S., Li X., Xiao J., Xiong L. A GH3 family member, OsGH3-2, modulates auxin and abscisic acid levels and differentially affects drought and cold tolerance in rice // J. Exp. Bot. 2012. V. 63. № 18. P. 6467–6480. DOI: [10.1093/jxb/ers300](https://doi.org/10.1093/jxb/ers300)
21. Finkelstein R.R. The Role of Hormones during Seed Development and Germination // Plant Hormones Biosynthesis, Signal Transduction, Action / Ed. P.J. Davies. Dordrecht; Heidelberg; London; New York: Springer, 2010. P. 549–573. DOI: [10.1007/978-1-4020-2686-7_24](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2686-7_24)
22. Gazzarini S. Cross-talk in Plant Hormone Signalling: What Arabidopsis Mutants Are Telling Us / S. Gazzarini, P. Mccourt // Ann. Bot. 2003 V. 91. № 6. P. 605–612. DOI: [10.1093/aob/mcg064](https://doi.org/10.1093/aob/mcg064)
23. Jones R.J., Brenner M.L. Distribution of Abscisic Acid in Maize Kernel during Grain Filling // Plant Physiol. 1987. V 83. №4. P. 905–909. DOI: [10.1104/pp.83.4.905](https://doi.org/10.1104/pp.83.4.905)

24. Kawakami N., Miyake Y., Noda K. ABA insensitivity and low ABA levels during seed development of non-dormant wheat mutants // J. Exp. Bot. 1997. V. 48. № 312. P. 1415–1421. DOI: [10.1093/jxb/48.7.1415](https://doi.org/10.1093/jxb/48.7.1415)
25. Kudoyarova G.R., Korobova A.V., Akhiyarova G.R., Arkhipova T.N., Zaytsev D.Yu., Prinsen E., Egutkin N.L., Medvedev S.S., Veselov S.Yu. Accumulation of cytokinins in roots and their export to the shoots of durum wheat plants treated with the protonophore carbonyl cyanide m-chlorophenylhydrazone (CCCP) // J. Exp. Bot. 2014. V. 65. № 9. P. 2287–2294. DOI: [10.1093/jxb/eru113](https://doi.org/10.1093/jxb/eru113)
26. Luxova M. The Seminal Root Primordia in Barley and the Participation of their Non-Meristematic Cells in Root Construction // Biologia Plantarum. 1986. V. 28. № 3. P. 160–167.
27. Paiva R., Kriz A.L. Effect of abscisic acid on embryo-specific gene expression during normal and precocious germination in normal and viviparous maize (*Zea mays*) embryos // Planta. 1994. V. 192. № 3. P. 332–339. DOI: [10.1007/BF00198568](https://doi.org/10.1007/BF00198568)
28. Polar Auxin Transport / Eds Chen R., Baluška F. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2013. 343 p. DOI: [10.1007/978-3-642-35299-7](https://doi.org/10.1007/978-3-642-35299-7)
29. Růžicka K., Šimášková M., Duclercq J., Petrášek J., Zažímalová E., Simon S., Friml J., Van Montagu M.C.E., Benková E. Cytokinin regulates root meristem activity via modulation of the polar auxin transport // PNAS. 2009. V. 106. № 11. P. 4284–4289. DOI: [10.1073/pnas.0900060106](https://doi.org/10.1073/pnas.0900060106)
30. Schaller G.E., Bishopp A., Kieber J.J. The Yin-Yang of Hormones: Cytokinin and Auxin Interactions in Plant Development // The Plant Cell. 2015. V. 27. № 1. P. 44–63. DOI: [10.1105/tpc.114.133595](https://doi.org/10.1105/tpc.114.133595)
31. Su Y.-H., Liu Y.-B., Su Y.-H., Zhang X.-S. Auxin–Cytokinin Interaction Regulates Meristem Development // Molecular Plant. 2011. V. 4– № 4–P. 616–625. DOI: [10.1093/mp/ssr007](https://doi.org/10.1093/mp/ssr007)
32. Suzuki T., Matsuura T., Kawakami N., Noda K. Accumulation and leakage of abscisic acid during embryo development and seed dormancy in wheat // Plant Growth Regul. 2000. V. 30. № 3. P. 253–260. DOI: [10.1023/A:1006320614530](https://doi.org/10.1023/A:1006320614530)
33. Veselov S., Kudoyarova G., Egutkin N., Gyuli-Zade V., Mustafma A., Kof E. Modified solvent partitioning scheme providing increased specificity and rapidity of immunoassay for indole-3-acetic acid // Physiol. Plant. 1992. V. 86. № 1. P. 93–96. DOI: [10.1111/j.1399-3054.1992.tb01316.x](https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1992.tb01316.x)
34. Vysotskaya L.B., Korobova A.V., Kudoyarova G.R. Absciscic acid accumulation in the roots of nutrient-limited plants: Its impact on the differential growth of roots and shoots // J. Plant Physiol. 2008. V. 165. № 12. P. 1274–1279. DOI: [10.1016/j.jplph.2007.08.014](https://doi.org/10.1016/j.jplph.2007.08.014)
35. Wang M., Heimovaara-Dijkstra S., Van Duijn B. Modulation of germination of embryos isolated and nondormant barley grains by manipulation of endogenous abscisic acid // Ptanta. 1995. V. 195. № 4. P. 586–592. DOI: [10.1007/BF00195719](https://doi.org/10.1007/BF00195719)
36. Wu K., Wang J., Kong Z., Ma Z.-Q. Characterization of a single recessive yield trait mutant with elevated endogenous ABA concentration and deformed grains, spikelets and leaves // Plant Sci. 2011. V. 180. № 2. P. 306–312. DOI: [10.1016/j.plantsci.2010.10.001](https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2010.10.001)