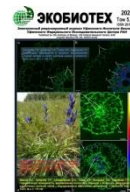




# ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

<http://ecobiotech-journal.ru>


## ВЛИЯНИЕ ИНТЕНСИВНОСТИ ОСВЕЩЕНИЯ НА РАСПРЕДЕЛЕНИЕ АУКСИНОВ МЕЖДУ ПОБЕГОМ И КОРНЕМ И ФОРМИРОВАНИЕ БОКОВЫХ КОРНЕЙ

Тимергалина Л.Н., Высоцкая Л.Б.\*,  
Нужная Т.В., Ахиярова Г.Р., Коробова А.В.,  
Иванов Р.С., Веселов Д.С.

Уфимский Институт биологии Уфимского федерального  
исследовательского центра РАН, Уфа, Россия  
\*E-mail: [vysotskaya@anrb.ru](mailto:vysotskaya@anrb.ru)

Изучено влияние освещенности на уровень и распределение эндогенных ауксинов, их транспорт в корни в связи с регуляцией ветвления корней растений ячменя. Перенос проростков на сниженную почти в четыре раза освещенность при прочих равных внешних условиях приводил к подавлению образования боковых корней уже через два дня воздействия. Через сутки было обнаружено снижение концентрации ИУК в растении и уменьшение интенсивности окрашивания клеток флоэмы на ауксины на срезах листьев. При этом снижение содержания гормона в корнях проявлялось в большей степени по сравнению с побегом. В то же время в корнях было обнаружено подавление экспрессии гена переносчика ауксина LAX3, ответственного за транспорт гормона в клетку, а также снижение скорости потока ауксина по флоэме из побегов. Предполагается, что торможение роста боковых корней у растений ячменя сорта Прерия при снижении уровня фотосинтетически активной радиации обусловлено нарушением транспорта ауксина по флоэме и снижением уровня экспрессии переносчика ауксина в корнях растений.

**Ключевые слова:** *Hordeum vulgare* L. ♦ рост ♦ ветвление корней ♦ переносчики ауксинов

## EFFECT OF ILLUMINATION INTENSITY ON AUXIN DISTRIBUTION BETWEEN SHOOT AND ROOT AND ON LATERAL ROOTS FORMATION

Timergalina L.N., Vysotskaya L.B.\*,  
Nuzhnaya T.V., Akhiyarova G.R., Korobova A.V.,  
Ivanov R.S., Veselov D.S.

Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Centre of  
the Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia  
\*E-mail: [vysotskaya@anrb.ru](mailto:vysotskaya@anrb.ru)

The influence of illumination on the level of endogenous auxins content and localization and their transport from shoots to roots in regulating lateral root branching of barley plants was investigated. The four times reducing of illumination was found to suppress the lateral roots formation in two days after beginning of exposure. The decrease in roots and shoots IAA content and in the intensity of phloem cells staining for auxins on leaf sections were observed already in a day after the light was reduced. A decline in auxin content in the roots was appeared to a greater extent compared to the shoots. At the same time, suppression of LAX3 gene responsible for the cell auxin influx was found in the roots along with a decrease in the rate of auxin flow through the phloem from shoots. It was assumed the inhibition of the lateral roots growth in barley under reduced level of irradiance in the photosynthetically active region was due to impaired phloem transport of auxin and a decrease in the level of expression of the auxin transporter in plant roots.

**Keywords:** *Hordeum vulgare* L. ♦ growth ♦ root branching ♦ auxin transporters

Поступила в редакцию: 26.12.2022

[Цитировать | Cite as](#)

DOI: [10.31163/2618-964X-2022-5-4-232-240](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2022-5-4-232-240)

EDN: DVATAC



## ВВЕДЕНИЕ

В отличие от животных, соотношение скорости роста органов растений может резко меняться в зависимости от условий их обитания, обеспечивая приспособление растений к доступности ресурсов. Так, дефицит воды и элементов минерального питания тормозит рост побега, но при этом поддерживается удлинение и ветвление корней, необходимых для поиска ресурсов в почве. Напротив, пониженная освещенность активирует рост побега и листьев, способствуя подъему листьев в верхние ярусы и увеличению их площади для оптимизации поглощения света. Активация роста одних органов происходит, в значительной степени, за счет освобождения ресурсов в результате торможения роста

других органов. Торможение роста побега при дефиците элементов минерального питания и воды освобождает ресурсы для роста корней, а ингибирование роста и развития корневой системы при низкой освещенности позволяет экономить ресурсы, необходимые для роста побега. Так, показано, что низкая освещенность тормозит ветвление корней [Kircher, Schopfer, 2018]. Реализация отмеченной закономерности предполагает наличие механизма, обеспечивающего координацию процессов, которые происходят в разных органах растений, за счет обмена сигналами о восприятии изменений во внешней среде. Считается, что в роли таких сигналов выступают фитогормоны, способные влиять на большинство процессов в растениях. Они могут синтезироваться и в корнях, и в побегах, а их транспорт из корней в побеги и обратно происходит по ксилеме и флоэме, соответственно. Изменение условий обитания растений влияет на метаболизм гормонов, что приводит к изменению притока гормонов из органа в орган, и таким образом передается информация о локальных внешних воздействиях, а благодаря способности гормонов контролировать разнообразные процессы, реализуется реакция растения на уровне целого организма. Механизм передачи сигналов из корней в побеги хорошо изучен на примере влияния засухи на синтез АБК в подсыхающих корнях. Показано, что увеличение ее притока в побег способствует закрытию устьиц, торможению транспирации и роста побега [Davies et al., 2005]. Передаче сигналов в обратном направлении уделялось меньше внимания, что могло быть связано со сложностью оценки содержания гормонов во флоэмном соке. Тем не менее, снижение ветвления корней под влиянием низкой освещенности связывают с уменьшением транспорта ауксинов (ИУК) из побега в корни [Reed et al., 1998]. Вместе с тем, эти сведения, основанные на оценке способности экзогенных ауксинов стимулировать ветвление на фоне низкой освещенности, не всегда давали однозначные результаты. Хотя низкие концентрации экзогенного гормона действительно стимулировали ветвление, высокие концентрации ауксина подавляли развитие боковых корней [Ivanchenko et al., 2010]. Очевидно, что оценка влияния освещенности на содержание эндогенных ауксинов дает более объективную информацию. Вместе с тем, крайне мало работ, где исследовалось бы влияние освещенности на уровень эндогенных ауксинов в связи с их транспортом в корни и влиянием на ветвление корней. Ранее нами было выявлено снижение притока ауксинов в корни при понижении освещенности растений пшеницы. Попытки связать этот феномен с изменением под влиянием освещенности уровня переносчиков ауксинов в побеге, где происходит загрузка ауксинов во флоэму, не выявили каких-либо изменений экспрессии PIN гена [Тимергалина и др., 2017], кодирующего переносчик, транспортирующий ауксины из клеток наружу [Ung et al., 2022]. Было высказано предположение, что снижение оттока ауксинов из побега в корни под влиянием низкой освещенности могло быть связано с экспрессией других генов переносчиков ауксинов. В настоящей работе было исследовано влияние уровня освещенности на экспрессию генов, кодирующих другой класс переносчиков (AUX/LAX), которые транспортируют ауксины в обратном направлении (внутри клеток). Для работы были выбраны растения ячменя, поскольку геном этих растений лучше изучен, чем у растений пшеницы, что облегчало поиск генов, представляющих интерес. По некоторым данным, AUX1 необходим для транспорта ауксина на большие расстояния от побега к корням через сосудистый пучок, тогда как LAX участвует в поддержании локальных градиентов ауксина [Mohanta et al., 2018]. В данной работе были изучены не только концентрация ауксинов во флоэмном экссудате, в побегах и корнях растений, но и распределение этих гормонов между клетками листа, с акцентом на их уровень в клетках флоэмы.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Семена растений ячменя (*Hordeum vulgare* L.) сорта Прерия стерилизовали и стратифицировали в холодильнике при +4 °С в течение суток после чего оставляли разложенные на стеклянных плотиках семена еще на день в темноте при комнатной температуре. Далее проростки выращивали в климатической камере MLR-351H, Sanyo, Japan в течение двух суток при освещенности 165 мкмоль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup> фотосинтетически активной радиации (ФАР), температуре 17 °С/23 °С (ночь/день) и 16 часовом фотопериоде, а затем переносили половину растений в климокамеру с низкой освещенностью 45 мкмоль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup> ФАР (в остальных условиях выращивали оставались прежними). Через сутки после изменения освещенности образцы побегов и корней брали для количественного определения ауксинов, АБК и выделения РНК. Сегменты листьев фиксировали для иммуногистохимической локализации ауксинов. На следующий день оценивали морфометрические показатели, в том числе среднюю суммарную длину всех первичных корней и количество образовавшихся на них боковых корней.

Экстракция РНК и анализ содержания мРНК переносчиков ИУК. Выделение тотальной РНК из контрольных, выращиваемых при относительно высокой освещенности 165 мкмоль/м<sup>2</sup>/с, и опытных, росших в течение суток при низкой освещенности 45 мкмоль/м<sup>2</sup>/с, растений ячменя проводили с использованием реагента “Trizol” согласно протоколу фирмы поставщика (Sigma, Германия). С помощью спектрофотометра Smart Spec Plus (Bio-Rad, США) измеряли при длине волны A260/A280 оптическую плотность и оценивали концентрацию нуклеиновых кислот. Для синтеза кДНК использовали обратную транскриптазу М-MuLV (Синтол, Россия). Анализ экспрессии генов AUX и LAX проводили методом количественной ПЦР в режиме реального времени на приборе “QuantStudio™5 Real-Time PCR System by Thermo Fisher Scientific (Сингапур) с использованием интеркалирующего красителя EVA Green I (Синтол, Россия). Протокол количественной ПЦР был следующим: 95°С в течение 5 мин; 40 циклов при 95°С в течение 15 с, при 60°С в течение 20 с и при 72°С в течение 30 с. В работе был использован набор праймеров, описанный в таблице 1. Для нормализации количества общей РНК, присутствующей в каждой реакции, были использованы в качестве внутреннего контроля гены домашнего

**Таблица 1. Последовательность нуклеотидов в использованных для qRT-PCR праймерах**

Гены	Цепочка	Последовательность праймера 5' к 3'	Регистрационный номер в GenBank
HvAUX1	Forward	TCCGTGTAGCACACCATTACTT	XM_045121727.1
	Reverse	CAGGAATTTACTGTGCGATTGA	
HvLAX3	Forward	GGTCTCTAGTCGATCGGAAGG	XM_045107426.1
	Reverse	CCTCCTTCGGGTTACATTAGTT	
HvActin	Forward	GGTATACACGAAGCGACATACA	MK034133
	Reverse	GTAGAACCACCACTGAGAACAA	
Hv α-tubulin	Forward	GAGCGTCTCTCTGTTGACTATG	AK250165
	Reverse	TGGACAGGACACTGTTGTATG	
HvGADPH	Forward	GCCACTATTCTTCAGGGACTT	EF409626
	Reverse	CTTCTTGGCACCACCCTAATA	

хозяйства ячменя, кодирующие тубулин, актин и глутаматдегидрогеназу (GAD). Изменения в экспрессии интересующего гена определяли на основании вычисления уровня нормализованной экспрессии генов с помощью программного обеспечения “CFX Connect

real-time PCR Detection System (BioRad Laboratories, США). Измерения проводили в трех химических и биологических повторностях. За единицу приняты значения, полученные для более высокого уровня освещенности, относительно которых представлены показатели для низкой освещенности.

Экстракцию и количественное определение ИУК и АБК в побегах и корнях проводили, как описано [Vysotskaya et al., 2008]. Флоэму, содержащую ауксины, транспортируемые в корни, собирали в темноте при 24 °С в течение 3 ч путем погружения отрезанных побегов в 1,5 мл 5 мМ Na<sub>2</sub>EDTA [Vysotskaya et al., 2009]. Использование ЭДТА необходимо для связывания ионов кальция, которые в противном случае участвуют в реакциях, приводящих к закупорке сосудов флоэмы.

Для иммунолокализации ИУК, сегменты (5 мм), вырезанные из дифференцированной зоны листьев ячменя, фиксировали в 0,1 М фосфатно-солевом буфере (ФСБ) pH 7,4, содержащем 4% карбодиимида (Merck, Германия) при 4 °С, а затем в 4% параформальдегиде (Riedel de Haen, Германия) и 0,1% глутаральдегиде (Sigma, Германия). Затем ткани трижды промывали фосфатным буфером и после обезвоживания в этаноле возрастающей концентрации (от 10% до 96%) заливали в смолу JB4 (Electron Microscopy Sciences, США). Гистологические срезы толщиной 1,5 мкм получали на ротационном микротоме (HM 325, MICROM Laborgerate, Германия). После нанесения блокирующего раствора на 30 мин (ФСБ, содержащий 0,2% желатина и 0,05% Tween-20) поперечные срезы корней инкубировали с сывороткой, содержащей поликлональные кроличьи антитела против ИУК (разведение 1:50) в течение ночи при 4°С. Затем срезы листьев трижды промывали в ФСБ с 0,05% Tween-20 с последующей инкубацией в течение 3 ч при 37°С с вторичными антителами против кроличьего IgG, конъюгированными с Alexa Fluor 488 (Invitrogen, США). После многократной промывки в ФСБ срезы накрывали покровным стеклом и затем анализировали с помощью конфокальной микроскопии с использованием FV3000 Fluoview (FV31-HSD) (Olympus, Япония) при длине волны 488 нм и эмиссии 520 нм.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Через 2 дня после снижения освещенности до 45 мкмоль/м<sup>2</sup>/с ФАР, первичные корни растений были на 35 % короче, чем у растений, которые росли на фоне более высокого уровня освещенности 165 мкмоль/м<sup>2</sup>/с ФАР (контроль), а количество боковых корней было в 10 раз меньше (табл. 2). Опыт был поставлен таким образом, что на момент снижения освещенности у них еще не было боковых корней.

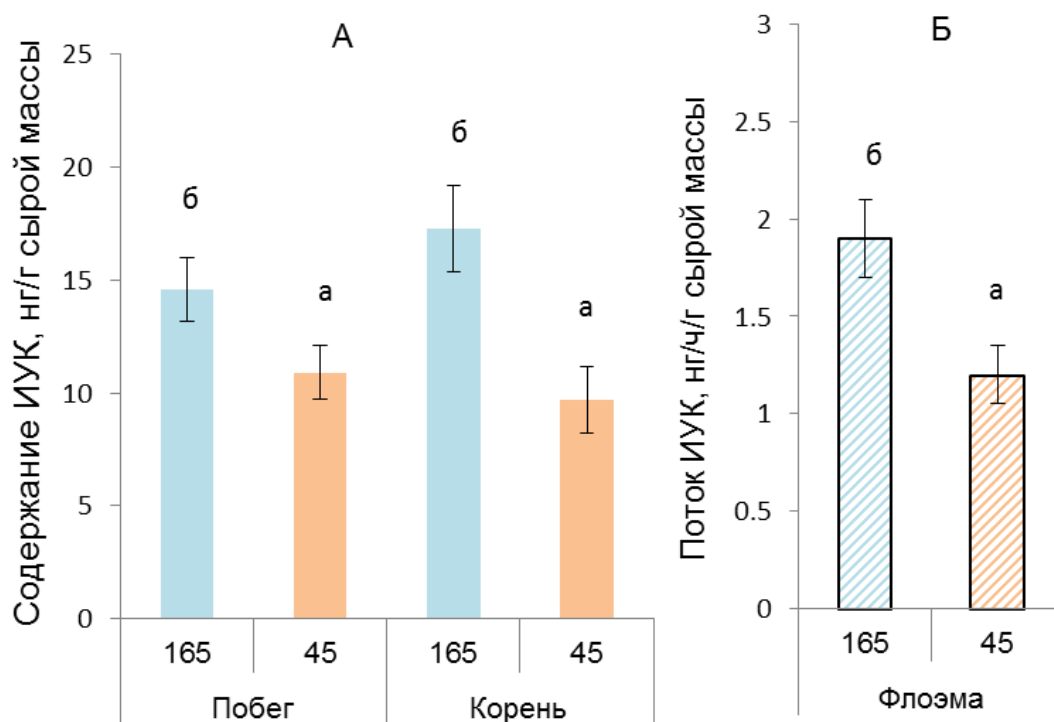
За 2 дня после воздействия низкой освещенности у растений было достаточно времени для формирования боковых корней, поскольку, по имеющимся данным, на это требуется около 1,5 суток [Van Staden, Harty, 1988; Площинская и др., 2002]. В результате у контрольных растений появилось в среднем около 28 боковых корней (табл.2).

**Таблица 2. Масса побега и корня, суммарная длина первичных корней и число образовавшихся на них боковых корней растений ячменя сорта Прерия при выращивании их в течение 2 суток при разной освещенности 165 и 45 мкмоль/м<sup>2</sup>/с ФАР (в таблице приведены средние значения и стандартные ошибки, n=40)**

Освещенность, мкмоль/м <sup>2</sup> /с	Масса побега, г	Масса корня, г	Длина корней, мм	Число боковых корней
165	0,176±0,003	0,080±0,003	475±19	28,0±3,0
45	0,150±0,04	0,056±0,003	307±17	2,8±0,7

Пониженная освещенность резко затормозила процесс их роста. Это влияние нельзя объяснить недостатком субстрата для роста из-за ингибирования фотосинтеза вследствие низкой освещенности, т.к. прошло только 2 дня после переноса растений, а в эндосперме молодых проростков еще было достаточно запасов питания. Полученные результаты указывают на то, что ингибирование образования боковых корней в этих условиях было связано с сигнальной регуляцией.

Содержание ауксинов в побегах уменьшилось под влиянием низкой освещенности на 35 %, а в корнях – почти в 2 раза по сравнению с контролем. Более резкое снижение содержания ауксинов в корнях по сравнению с побегом привело к снижению соотношения ауксинов в корнях и побегах от 1,2 в контроле до 0,9 в опыте (на фоне низкой освещенности). Снижение освещенности привело к достоверному снижению содержания ауксинов во флоэмном экссудате на 37 % по сравнению с контролем (рис. 1Б). Вместе с тем,



**Рис. 1.** Содержание ИУК, рассчитанное на г сырой массы побега или корня, и флоэмный поток ИУК в нг за час на г сырой массы листьев растений ячменя сорта Прерия после выращивания проростков в течение суток при разной освещенности 165 и 45 мкмоль/м²/с ФАР.

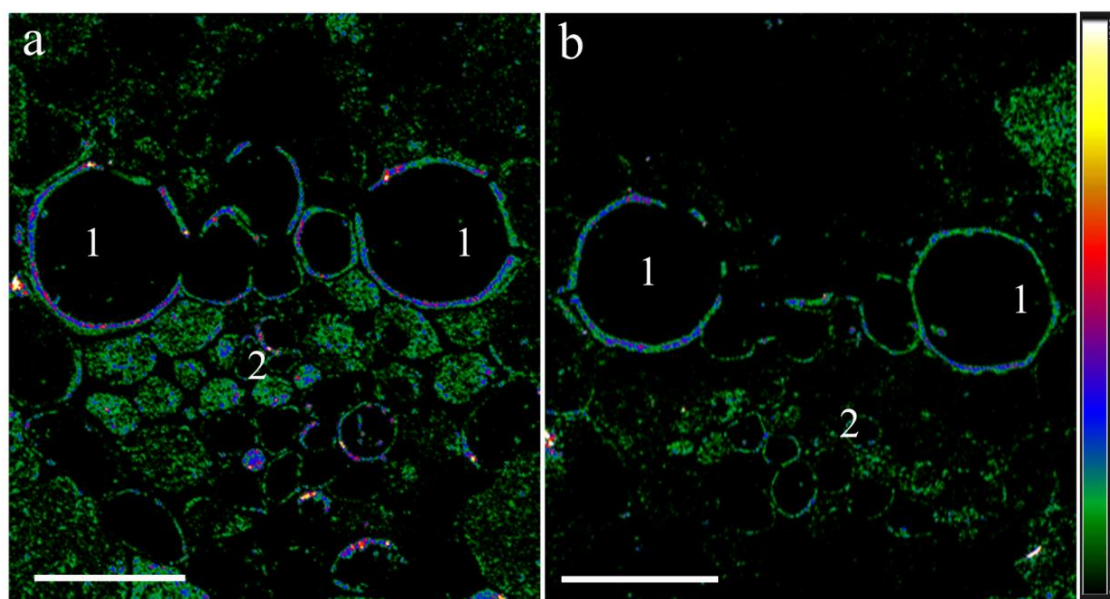
Разными буквами обозначены статистически достоверные различия (ANOVA, критерий Дункана при  $p < 0,05$ ;  $n = 9$ ).

**Таблица 3.** Содержание АБК, рассчитанное на г сырой массы побега или корня, и флоэмный поток АБК в нг за час на г сырой массы листьев растений ячменя сорта Прерия при выращивании проростков в течение суток при разной освещенности 165 и 45 мкмоль/м²/с ФАР.  $n = 9$

Освещенность, мкмоль/м²/с	Побег		Корень		Флоэма	
	165	45	165	45	165	45
Содержание АБК, нг/г сырой массы	4,0±0,9	4,6±1,0	11,1±1,6	10,4±1,8	1,3±0,2	1,6±0,2

данное воздействие не оказывало существенного влияния на содержание АБК в побегах и корнях растений, и по этому показателю опытные растения были на уровне контроля (таблица 3).

Иммуногистохимическая локализация выявила пониженное свечение в области флоэмных сосудов на срезах листьев растений, перенесенных в условия низкой освещенности (по сравнению с контролем) при обработке срезов антителами против ИУК (рис. 2).

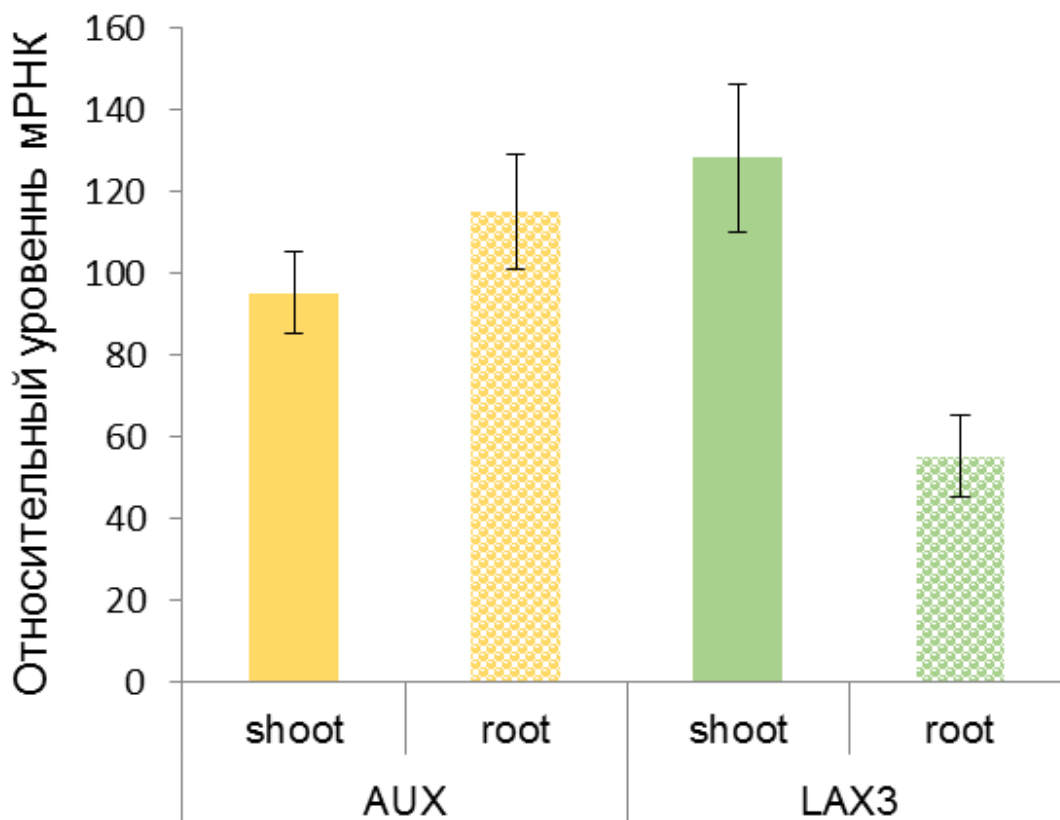


**Рис. 2. Иммуногистохимическая локализация ИУК в проводящих пучках листьев растений ячменя сорта Прерия после выращивания проростков в течение суток при разной освещенности. Цветовая шкала отображает интенсивность флуоресценции, соответствующую количеству ауксинов: а – контроль при 165 мкмоль/м<sup>2</sup>/с, б – пониженная освещенность - 45 мкмоль/м<sup>2</sup>/с. Линейка 20 мкм, 1 – ксилема, 2 – флоэма, n=7 (для каждого варианта представлены типичные снимки срезов листьев семи растений).**

Эти результаты свидетельствуют о снижении загрузки ауксинов во флоэмные сосуды под влиянием понижения освещенности, что соответствует данным о пониженном содержании ауксинов во флоэмном экссудате этих растений. Снижение загрузки и транспорта ауксинов приводило к уменьшению уровня ауксинов в корнях, что сопровождалось и было причиной торможения роста боковых корней. Полученные в этой работе результаты соответствуют ранее полученным сведениям о том, что снижение освещенности в загущенных посевах приводит к уменьшению уровня ауксинов в корнях, а опыты с ингибитором транспорта ауксинов нафтилфталомовой кислотой подтвердили, что этот эффект связан с уменьшением притока гормона из побега [Vysotskaya et al., 2017]. Полученные нами результаты подтверждают справедливость классических представлений о зависимости процесса роста боковых корней от притока ауксинов из побега [Bhalerao et al., 2002]. Данные об ингибировании ветвления корней под влиянием высоких концентраций экзогенных ауксинов, могли быть следствием стимуляции синтеза АБК под влиянием высоких концентраций ауксинов. Известно, что экзогенные ауксины могут повышать экспрессию гена NCED, контролирующего синтез АБК [Kraft et al., 2007], а АБК, в свою очередь может подавлять ветвление корней [Shkolnik-Inbar, Bar-Zvi, 2010].

В наших экспериментах снижение освещенности не приводило к накоплению АБК. Поэтому ингибирование ветвления можно объяснить лишь снижением уровня ауксинов. В экспериментах с растениями пшеницы было зарегистрировано накопление ауксинов в побегах на фоне снижения их уровня в корнях под влиянием низкой освещенности [Тимергалина и др., 2017], что можно объяснить ингибированием оттока ауксинов из побега

в корень. В настоящих опытах с ячменем при низкой освещенности содержание ауксинов снижалось как в побегах, так и корнях. Эти результаты свидетельствуют о снижении синтеза или ускорении распада ауксинов под влиянием низкой освещенности. Однако регуляцию распределения ауксинов между побегом и корнем на уровень транспорта этих гормонов из побега в корень также нельзя исключить, т.к. степень снижения уровня ИУК под влиянием низкой освещенности была выше в корнях, чем в побегах. Мы провели анализ экспрессии генов, кодирующих транспортеры ИУК для того, чтобы выявить их возможный вклад в регуляцию распределения ауксинов между побегом и корнем при изменении уровня освещенности (рис. 3). Наибольший интерес, с нашей точки зрения, представляли побеги, где происходит загрузка ауксинов во флоэму.



**Рис. 3.** Транскрипционная активность генов AUX и LAX3 под влиянием низкого уровня освещенности 45 мкмоль/м<sup>2</sup>/с в течение суток. Данные приведены в процентах от контрольных значений при освещенности 165 мкмоль/м<sup>2</sup>/с. n=9.

Однако, как и в случае PIN переносчиков, которые мы анализировали ранее при снижении освещенности растений пшеницы [Тимергалина и др., 2017], в побегах у растений ячменя мы также не зарегистрировали достоверных различий между опытными и контрольными растениями по уровню транскриптов генов AUX и LAX (рис. 4). Вместе с тем, как и в случае PIN гена, уровень транскрипта LAX ниже в корнях растений, росших на фоне пониженной освещенности по сравнению с контролем. Можно предполагать, что снижение экспрессии гена способствовало уменьшению поглощения ауксина клетками корня, что способствовало ингибированию ветвления корней. Вместе с тем, механизм ингибирования загрузки ауксинов во флоэму побегов остается загадкой. Надежда на то, что изучение экспрессии гена AUX и LAX поможет выявить этот механизм, не оправдалась. Тем не менее, полученные нами результаты свидетельствуют о роли ауксинов,

продуцируемых в листьях растений, в регуляции ветвления корней при снижении освещенности. Механизм этого феномена требует дальнейшего изучения.

### ФИНАНСОВАЯ ПОДДЕРЖКА

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 20-04-00305.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Площинская М.Е., Иванов В.Б., Салмин С.А., Быстрова Е.И. Анализ возможных механизмов регуляции ветвления корня // Журн. общей биологии. 2002. Т. 63. С. 68-74.
2. Тимергалина Л.Н., Высоцкая Л.Б., Кулуев Б.Р., Шарипова Г.В., Федяев В.В., Мухарьямова А.Ф., Ступак Е.А., Веселов Д.С. Взаимодействие сахара и ауксинов в регуляции ветвления корней в номер и при дефиците фосфатов // Известия Уфимского научного центра. 2017. № 3 (1). С. 126-129.
3. Bhalerao R.P., Eklö C.J., Ljung K., Marchant A., Bennett M., Sandberg, G. Shoot-derived auxin is essential for early lateral root emergence in *Arabidopsis* seedlings. // *Plant J.* 2002. V. 29. P. 325-332. DOI: [10.1046/j.0960-7412.2001.01217.x](https://doi.org/10.1046/j.0960-7412.2001.01217.x)
4. Davies W.J., Kudoyarova G., Hartung W. Long-distance ABA signaling and its relation to other signaling pathways in the detection of soil drying and the mediation of the plant's response to drought. // *Journal of Plant Growth Regulation.* 2005. V. 24. № 4. P. 285-295. DOI: [10.1007/s00344-005-0103-1](https://doi.org/10.1007/s00344-005-0103-1)
5. Ivanchenko M.G., Napsucially-Mendivil S., Dubrovsky J.G. Auxin induced inhibition of lateral root initiation contributes to root system shaping in *Arabidopsis thaliana*. // *Plant J.* 2010. V. 64. P. 740-752. DOI: [10.1111/j.1365-313X.2010.04365.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2010.04365.x)
6. Kircher S., Schopfer P. The plant hormone auxin beats the time for oscillating light-regulated lateral root induction. // *Development.* 2018. V. 145. DOI: [10.1242/dev.169839](https://doi.org/10.1242/dev.169839)
7. Kraft M., Kuglitsch R., Kwiatkowski J., Frank M., Grossmann K. Indole-3-acetic acid and auxin herbicides up-regulate 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase gene expression and abscisic acid accumulation in cleavers (*Galium aparine*): Interaction with ethylene. // *J. Exp. Bot.* 2007. V. 58. P. 1497–1503. DOI: [10.1093/jxb/erm011](https://doi.org/10.1093/jxb/erm011)
8. Mohanta T.K., Bashir T., Hashem A., AbdAllah E.F., Khan A.L., Al-Harrasi A.S. Molecular players of auxin transport systems: advances in genomic and molecular events. // *Journal of Plant Interactions.* 2018. V. 13. № 1. P. 483-495. DOI: [10.1080/17429145.2018.1523476](https://doi.org/10.1080/17429145.2018.1523476)
9. Reed R.C., Brady S.R., Muday G.K. Inhibition of auxin movement from the shoot into the root inhibits lateral root development in *Arabidopsis*. // *Plant Physiology.* 1998. V. 118. № 4. P. 1369–1378, DOI: [10.1104/pp.118.4.1369](https://doi.org/10.1104/pp.118.4.1369)
10. Shkolnik-Inbar D., Bar-Zvi D. ABI4 mediates abscisic acid and cytokinin inhibition of lateral root formation by reducing polar auxin transport in *Arabidopsis*. // *Plant Cell.* 2010. V. 22. № 11. P. 3560-73. DOI: [10.1105/tpc.110.074641](https://doi.org/10.1105/tpc.110.074641)
11. Ung K.L., Winkler M., Schulz L., Kolb M., Janacek D.P., Dedic E., Stokes D.L., Hammes U.Z., Pedersen B.P. Structures and mechanism of the plant PIN-FORMED auxin transporter. // *Nature.* 2022. V. 609. P. 605–610. DOI: [10.1038/s41586-022-04883-y](https://doi.org/10.1038/s41586-022-04883-y)



12. Van Staden J., Harty R. Cytokinins and adventitious root formation. In: Adventitious root formation in cuttings. Eds. Davies T.D., Haissig B.E., Sankhila N. Dioscorides Press. 1988. V.2. P.185-201.
13. Vysotskaya L.B., Korobova A.V., Kudoyarova G.R. Abscisic acid accumulation in the roots of nutrient-limited plants: its impact on the differential growth of roots and shoots. // J. Plant Physiology. 2008. V. 165. P. 1274-1279. DOI: [10.1016/j.jplph.2007.08.014](https://doi.org/10.1016/j.jplph.2007.08.014)
14. Vysotskaya L.B., Korobova A.V., Veselov S.Yu., Dodd I.C., Kudoyarova G.R. ABA mediation of shoot cytokinin oxidase activity: assessing its impacts on cytokinin status and biomass allocation of nutrient deprived durum wheat. // Functional Plant Biology. 2009. V. 36. № 1. P. 66–72. DOI: [10.1071/FP08187](https://doi.org/10.1071/FP08187)
15. Vysotskaya L.B., Veselov S.Yu, Kudoyarova G.R. Effect of competition and treatment with inhibitor of ethylene perception on growth and hormone content of lettuce plants. // Journal of Plant Growth Regulation. 2017. V. 36. P. 450–459. DOI: [10.1007/s00344-016-9653-7](https://doi.org/10.1007/s00344-016-9653-7)

**Цитировать как**

Тимергалина Л.Н., Высоцкая Л.Б., Нужная Т.В., Ахиярова Г.Р., Коробова А.В., Иванов Р.С., Веселов Д.С. Влияние интенсивности освещения на распределение ауксинов между побегом и корнем и формирование боковых корней // Экобиотех, 2022, Т. 5 (4). С. 232-240. DOI: [10.31163/2618-964X-2022-5-4-232-240](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2022-5-4-232-240), EDN: DVATAC

**Cited as**

Timergalina L.N., Vysotskaya L.B., Nuzhnaya T.V., Akhiyarova G.R., Korobova A.V., Ivanov R.S., Veselov D.S. Effect of illumination intensity on auxin distribution between shoot and root and on lateral roots formation. *Èkobioteh.* V. 5 (4). P. 232-240. DOI: [10.31163/2618-964X-2022-5-4-232-240](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2022-5-4-232-240), EDN: DVATAC (In Rus.)