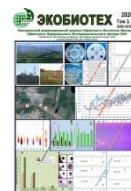




# ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

http://ecobiotech-journal.ru



## УЧАСТИЕ ПЕРЕНОСЧИКА ENT3 В РАСПРЕДЕЛЕНИИ ЦИТОКИНИНОВ МЕЖДУ КОРНЕМ И ПОБЕГОМ И В РЕГУЛЯЦИИ РОСТОВОГО ОТВЕТА РАСТЕНИЙ АРАБИДОПСИСА НА ПОВЫШЕННЫЙ УРОВЕНЬ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

Коробова А.В.<sup>1\*</sup>, Ахтямова З.А.<sup>1</sup>,  
Кулуев Б.Р.<sup>2,3</sup>, Кудоярова Г.Р.<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup> Уфимский институт биологии Уфимского федерального  
исследовательского центра РАН, Уфа (Россия)

<sup>2</sup> Институт биохимии и генетики Уфимского федерального  
исследовательского центра РАН, Уфа (Россия)

<sup>3</sup> Башкирский государственный университет, Уфа (Россия)  
\*E-mail: [muksin@mail.ru](mailto:muksin@mail.ru)

Переносчик рибозидов азотистых оснований ENT3 обеспечивает транспорт рибозилированных цитокининов через мембрану. Однако его роль в распределении цитокининов между органами растений еще не исследована. С этой целью мы сравнили содержание и распределение либо эндогенных цитокининов, либо экзогенного рибозида транс-зеатина, введенного в питательный раствор у мутантных по этому переносчику растений *ent3-1* и исходного генотипа Columbia. У мутанта накопление эндогенных цитокининов в корнях было подавлено, а способность доставлять экзогенный транс-зеатин рибозид к побегам возрастала. Корни *ent3-1* были примерно на 15% длиннее и характеризовались более низкой концентрацией цитокининов. Тридцатикратное увеличение концентрации макроэлементов привело к торможению удлинения корней растений исходной линии Columbia, но не *ent3-1* растений. Эта ростовая реакция проявлялась в соответствии с содержанием цитокининов в корнях: у растений Columbia происходило накопление цитокининов в этих органах. Повышение уровня гормонов в корнях *ent3-1* происходило в меньшей степени и было недостоверным. Сделан вывод о том, что транспортер ENT3 участвует в распределении эндогенных цитокининов между апопластом и симпластом, облегчая их захват клетками корня, тем самым ограничивая экспорт цитокининов в побег через ксилему, и может выполнять важную адаптивную роль при изменении уровня минерального питания.

**Ключевые слова:** *Arabidopsis thaliana*, ENT3, распределение цитокининов, транспорт цитокининов, минеральное питание

## PARTICIPATION OF ENT3 TRANSPORTER IN CYTOKININ DISTRIBUTION BETWEEN THE ROOT AND THE SHOOT AND IN REGULATION OF GROWTH RESPONSE OF ARABIDOPSIS PLANTS TO INCREASED LEVEL OF MINERAL NUTRITION

Korobova A.V.<sup>1\*</sup>, Akhtyamova Z.A.<sup>1</sup>,  
Kuluev B.R.<sup>2,3</sup>, Kudoyarova G.R.<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup> Ufa institute of biology of Ufa Federal Research Centre,  
Ufa (Russia)

<sup>2</sup> Institute of Biochemistry and Genetics of Ufa Federal Research  
Centre, Ufa (Russia)

<sup>3</sup> Bashkir State University, Ufa (Russia)  
\*E-mail: [muksin@mail.ru](mailto:muksin@mail.ru)

The nitrogenous base riboside transporter ENT3 is known for its ability to transport ribosylated cytokinins across the membrane. However, its role in the distribution of cytokinins between plant organs has not yet been studied. For this purpose, we compared the content and distribution of either endogenous cytokinins or the exogenous trans-zeatin riboside introduced into the nutrient solution in mutant *ent3-1* plants and the parent genotype Columbia. In the mutant, the accumulation of endogenous cytokinins in the roots was suppressed, and the ability to deliver exogenous trans-zeatin riboside to shoots increased. The roots of *ent3-1* were about 15% longer and had a lower cytokinin concentration. A thirtyfold increase in the concentration of macronutrients led to inhibition of root elongation in the original Columbia line, but not in *ent3-1* plants. This growth response occurred in accordance with the content of cytokinins in the roots: in Columbia plants, cytokinins accumulated in these organs. The increase in the level of hormones in the roots of *ent3-1* was to a lesser extent and was not significant. It was concluded that the ENT3 transporter is involved in the distribution of endogenous cytokinins between the apoplast and symplast, facilitating their uptake by root cells, thereby limiting the export of cytokinins to shoots through the xylem, and can play an important adaptive role in changing the level of mineral nutrition.

**Keywords:** *Arabidopsis thaliana*, ENT3, cytokinin distribution, cytokinin transport, mineral nutrition

Поступила в редакцию: 23.12.2020

## ВВЕДЕНИЕ

Цитокинины участвуют в регуляции роста растений, что наиболее ярко проявляется при изменении уровня минерального питания [см. обзор Kudoyarova et al., 2015 и ссылки в нем]. При этом важную роль играют гормоны, синтезируемые в корнях. При обсуждении механизма уменьшения притока цитокининов основное внимание уделяется ингибированию синтеза этих гормонов в корнях. Нами также показано, что дефицит минерального питания активирует распад цитокининов, способствуя снижению их уровня в растениях [Vysotskaya et al., 2009]. В последнее время усилился интерес к регуляции непосредственно транспорта цитокининов за счет активности их переносчиков. Наибольший интерес вызывают так называемые ABC транспортеры, функционирование которых непосредственно связано с активностью мембранной АТФазы [Kang et al., 2011]. Так, показано, что у мутанта по гену одного из ABC транспортеров снижался приток цитокининов из корней [Zhang et al., 2014]. В то же время переносчикам рибозидов пуриновых и пиримидиновых оснований, способным транспортировать также рибозиды цитокининов уделяется меньше внимания. Хотя эти переносчики упоминаются в обзоре, посвященном транспорту цитокининов [Duran-Medina et al., 2011], сведений об их функционировании в растениях крайне мало, и они сводятся к информации о поглощении рибозидов цитокининов клетками дрожжей, экспрессирующими ген *ENT3* [Wormit et al., 2004] и гипокотилем арабидопсиса [Sun et al., 2005]. Данные о роли данного переносчика в регуляции поглощения рибозидов цитокининов целым растением и распределении цитокининов между побегом и корнями отсутствуют. Наша работа была направлена на восполнение данного пробела. Было проведено сравнение уровня эндогенных цитокининов в побегах и корнях, а также поглощения и распределения экзогенных цитокининов у *ent3-1* мутанта и растений исходного генотипа Columbia. Мы также сравнили ростовой и гормональный ответ данных растений на сверхоптимальную концентрацию макроэлементов в питательном растворе. Этот подход представлял интерес в связи со сведениями о накоплении цитокининов в корнях растений при данном типе воздействия [Коробова и др., 2019; Кудоярова и др., 1989].

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для изучения участия трансмембранного переносчика рибозидов азотистых оснований ENT3 были использованы мутантные по этому гену растения арабидопсиса *ent3-1* (*Arabidopsis thaliana* [L.] Heynh.) и растения исходной линии Columbia. Для выравнивания прорастания семена выдерживали на влажной фильтровальной бумаге в чашках Петри в течение 3 дней при температуре 4°C, затем переносили на поверхность песка в 100-миллилитровые сосуды. Песок был насыщен раствором Хогланда-Арнона, разбавленным в 10 раз (0,1 нормы), растения выращивали в климатической камере (MLR-350H, “Sanyo”, Япония) при температуре 23°/19°C (день/ночь), 80% относительной влажности воздуха, освещенности 120 мкмоль/(м<sup>2</sup> с) ФАР и 16-часовом фотопериоде [Shtratnikova et al., 2015]. Данная концентрация макроэлементов была выбрана по результатам предварительных экспериментов по степени накопления сырой массы растениями. Полив растений осуществляли по весу сосудов, поддерживая оводненность песка на уровне 60% от полной влагоемкости.

Были использованы два варианта постановки опытов. В первом варианте для сравнения поглощения мутантными и исходными растениями экзогенного цитокинина 3-недельные растения помещали на поверхность аэрируемого питательного раствора Хогланда-Арнона, в который через неделю добавляли зеатинрибозид до конечной концентрации  $4 \times 10^{-7}$  М. Во втором варианте постановки опыта для исследования влияния

повышения уровня минерального питания на содержание цитокининов и удлинение корней через 3 недели после начала проращивания семян на свету песок промывали двукратными объемами оптимального питательного раствора (0,1 нормы) и концентрированного (3 нормы). Фиксацию тканей на цитокинины проводили через 1 и 5 суток после добавления зеатинрибозид и промывания песка, соответственно. Определение активности цитокининоксидазы и уровень транскриптов генов изопентенилтрансфераз проводили у 4-недельных растений, выращенных в песке.

Содержание цитокининов в тканях оценивали с помощью иммуноферментного анализа после их очистки и хроматографического разделения на формы, как описано ранее [Veselov et al., 2018]. Активность цитокининоксидазы определяли по остаточному количеству изопентениладенина после частичного разрушения ферментом [Vysotskaya et al., 2009]. Для этого с помощью имидазольного буфера выделяли белки из тканей корней и побегов. ПЦР с детекцией результатов в реальном времени проводили, как описано ранее [Коробова и др., 2016]. Для количественного анализа транскриптов генов, кодирующих ферменты синтеза цитокининов изопентенилтрансферазы (AtIPT1, AtIPT3, AtIPT5 и AtIPT7), были использованы описанные в литературе праймеры [Miyawaki et al., 2004].

Статистическую обработку данных проводили с помощью t-теста Стьюдента, количество биологических повторений (n) указано в подрисуночных подписях. При измерении ростовых показателей биологическим повтором служило отдельное растение, при определении содержания гормонов, активности фермента и уровня экспрессии гена – 20 – 30 растений.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

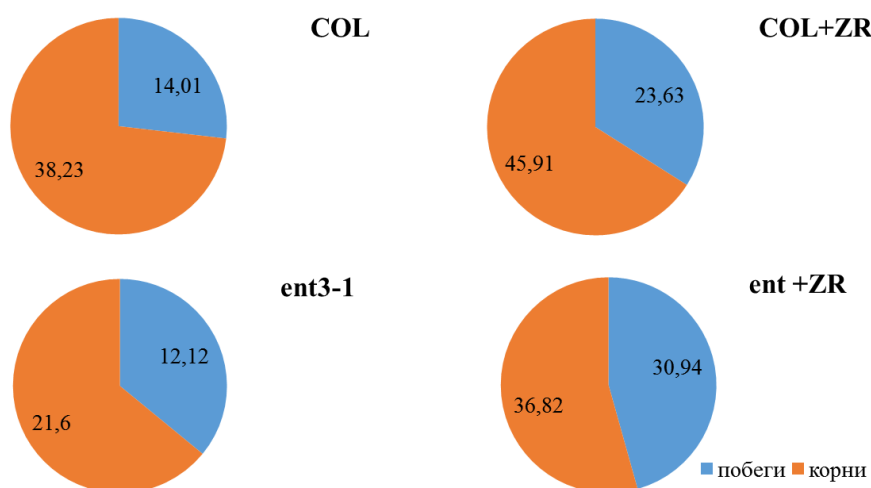
Растения, мутантные по переносчику рибозилированных азотистых оснований ENT3 отличались от растений исходной линии Columbia более низким содержанием цитокининов в корнях. Так, суммарная концентрация зеатина, его рибозид и нуклеотида составляла  $21,6 \pm 2,5$  и  $38,2 \pm 4,0$  нг/г сырой массы корней *ent3-1* и Columbia, соответственно.

Возможными причинами сниженного содержания цитокининов в корнях мутантных растений могут быть торможение синтеза гормонов или ускорение их распада под действием фермента цитокининоксидазы, а также усиление их оттока из корней в побеги. Уровень транскриптов генов семейства изопентенилтрансфераз (IPT), кодирующих ферменты синтеза цитокининов, в корнях *ent3-1* был не ниже, чем у Columbia (табл. 1). Мы также не обнаружили изменения активности цитокининоксидазы в корнях мутантов (табл. 1).

**Таблица 1. Активность фермента цитокининоксидазы и уровень транскриптов генов синтеза цитокининов семейства изопентенилтрансфераз (IPT) в корнях 4-недельных растений арабидопсиса, мутантных по переносчику рибозидов азотистых оснований ENT3 (*ent3-1*) и исходных растений Columbia; представлены значения экспрессии IPT генов относительно уровня транскриптов актина (n=3)**

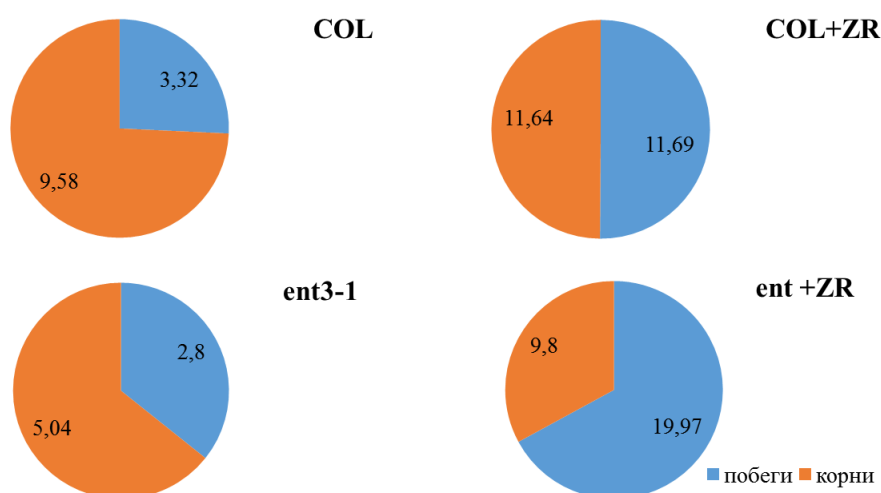
	Уровень транскриптов генов				Активность ЦКО, нг ИП/(ч г сухой массы)
	IPT1	IPT3	IPT5	IPT7	
Columbia	287 ± 30	435 ± 44	658 ± 67	434 ± 45	37 ± 4,3
<i>ent3-1</i>	300 ± 33	560 ± 55	823 ± 80	432 ± 45	38,2 ± 3,9

Для проверки нашей гипотезы, которая заключалась в том, что переносчик ENT3-1 способен участвовать в распределении цитокининов между органами растений, мы добавляли зеатинрибозид в питательный раствор растений мутантной и исходной линии. У растений *ent3-1* это приводило к снижению доли цитокининов в корнях и, соответственно, к повышению – в побегах (рис. 1).



**Рис. 1.** Распределение цитокининов (зеатина, его рибозида и зеатина) между побегом и корнями, а также концентрация цитокининов в органах 4-недельных мутантных растений арабидопсиса по переносчику рибозидов азотистых оснований ENT3 (*ent3-1*) и исходных растений Columbia (COL) через 1 сутки после введения в питательный раствор зеатинрибозида (+ZR), конечная концентрация  $4 \cdot 10^{-7}$  М.

Особенно значительным было изменение доли зеатинрибозида в органах мутантных растений (рис. 2). Так, у *ent3-1*, не получавших экзогенный цитокинин, доля зеатинрибозида в корнях составляла 64% от суммарного содержания этой формы в целом растении, введение рибозида зеатина в среду приводило к снижению доли этого гормона в корнях до 33%. У растений исходной линии Columbia экзогенный рибозид зеатина также приводил к увеличению доли этой формы цитокининов в побеге и снижению – в корнях, но в меньшей степени, чем у *ent3-1* (рис. 2). Доля зеатинрибозида в корнях растений Columbia в ответ на экзогенный гормон снижалась с 73% до 66%.



**Рис. 2.** Распределение рибозида зеатина между побегом и корнями, а также его концентрация в органах 4-недельных мутантных растений арабидопсиса по переносчику рибозидов азотистых оснований ENT3 (*ent3-1*) и исходных растений Columbia (COL) через 1 сутки после введения в питательный раствор зеатинрибозида (+ZR), конечная концентрация  $4 \cdot 10^{-7}$  М.

У растений твердой пшеницы нами ранее было обнаружено, что блокирование вторично активного поглощения зеатина клетками корней с помощью протонофора карбонилцианид-м-хлорфенилгидраза увеличивало отток зеатина из корней в побег [Kudoyarova et al., 2014]. Продемонстрированное в данной работе усиление оттока зеатинрибозида из корней в побеги у растений арабидопсиса с мутацией по трансмембранному переносчику ENT3 позволяет предполагать, что данный транспортер в

норме участвует в поглощении зеатинрибозидов клетками корней, тем самым препятствуя его загрузке в ксилему и оттоку в надземную часть растения. ENT-транспортеры, очевидно, действуют антагонистично по сравнению с переносчиками ABC, т.е. первые препятствуют, а вторые – обеспечивают отток цитокининов в побег. Это объясняется противоположной направленностью контролируемого этими переносчиками транспорта цитокининов: ENT осуществляет их перенос внутрь клетки, а ABC – наружу [Zhang et al., 2014]. Соответственно, первые снижают присутствие цитокининов в апопласте и их загрузку в ксилему, а вторые, напротив, способствуют загрузке цитокининов в мертвые ксилемные сосуды, повышая их концентрацию в апопласте.

Известной способностью цитокининов является торможение удлинения корней [Ivanov, Filin, 2018]. Поскольку изменение скорости роста корней является важной адаптивной реакцией растений, регуляция распределения этих гормонов между корнями и побегом является важным механизмом, обеспечивающим приспособление растений к изменяющимся условиям окружающей среды. Влияя на распределение цитокининов между органами растений арабидопсиса, транспортер рибозидов ENT3, таким образом, может иметь адаптивное значение в жизни растений.

Одним из важнейших факторов среды, влияющих на растения, является уровень минерального питания. Гормонами, сигнализирующими побегу о доступности макроэлементов в корнеобитаемой среде, часто выступают цитокинины. Например, согласно модели Сакакибары, нитраты стимулируют синтез цитокининов в корнях, откуда они поступают в побеги, где изменение их концентрации воспринимается гистидинкиназным рецептором цитокининов, а дальнейшая передача цитокининового сигнала активирует гены-мишени цитокининов [Sakakibara, 2006]. Поэтому мы проверили, участвует ли переносчик ENT3 в формировании адаптивной ростовой реакции растений на изменение уровня минерального питания. Для этого половину мутантных и исходных растений мы перенесли на трехкратную норму раствора Хогланда-Арнона, тогда как оптимальной средой для растений арабидопсиса данного возраста по результатам предварительных экспериментов является разбавленный в десять раз раствор (0,1 от нормы).

Корни получивших оптимальное количество макроэлементов мутантных растений (0,1 нормы) были длиннее, чем растений Columbia (рис. 3). При этом концентрация цитокининов в них была ниже по сравнению с растениями исходной линии (рис. 4Б), что согласуется с известным ингибирующим влиянием этих гормонов на удлинение корней [Ivanov, Filin, 2018]. Увеличение концентрации макроэлементов в питательном растворе приводило к торможению удлинения корней растений Columbia (рис. 3). Укорочение корней часто наблюдается при избыточном питании [Трапезников и др., 2007]. Такая ростовая реакция характерна для корневой пряди растений, находящейся в очаге питания при локальном способе внесения удобрений. Другая прядь, испытывающая дефицит ионов, проявляет ускоренный рост в длину [Трапезников, Иванов, 2012]. Ранее в экспериментах с разделенной корневой системой между сосудами с избыточной и недостаточной концентрацией макроэлементов нами было показано, что регуляторами этой адаптивной ростовой реакции выступают цитокинины [Коробова и др., 2019]. Так, более короткие корни в очаге питания содержат больше цитокининов, чем более длинные корни, испытывающие недостаток макроэлементов. В данной работе мы также зарегистрировали увеличение уровня цитокининов в корнях растений исходной линии Columbia в ответ на резкое повышение макросолей в питательном растворе (рис. 4Б).

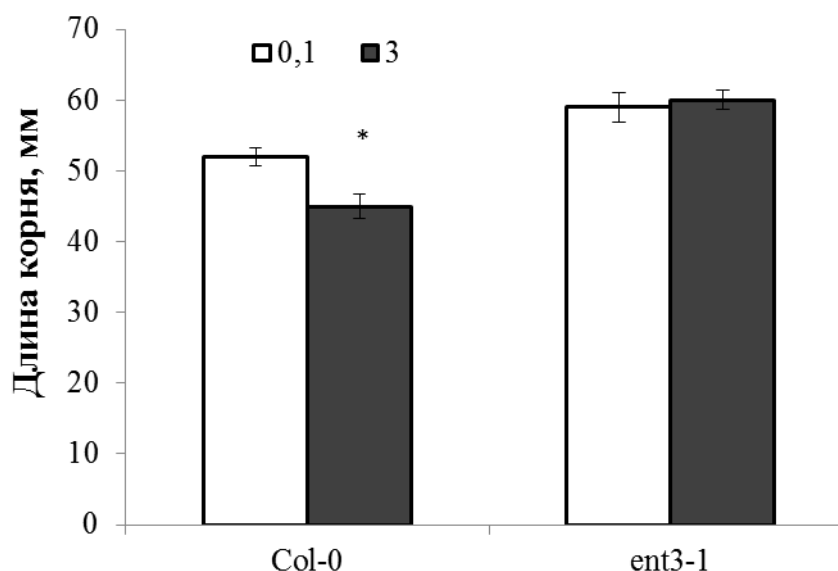


Рис. 3. Длина главного корня 4-недельных мутантных растений арабидопсиса по переносчику рибозидов азотистых оснований ENT3 (*ent3-1*) и исходных растений *Columbia* (Col-0) через 7 дней после увеличения концентрации макроэлементов в среде (с 0,1 до 3-х кратной нормы раствора Хогланда-Арнона). \* - различия достоверны при  $P \leq 0,05$  ( $n = 25$ ).

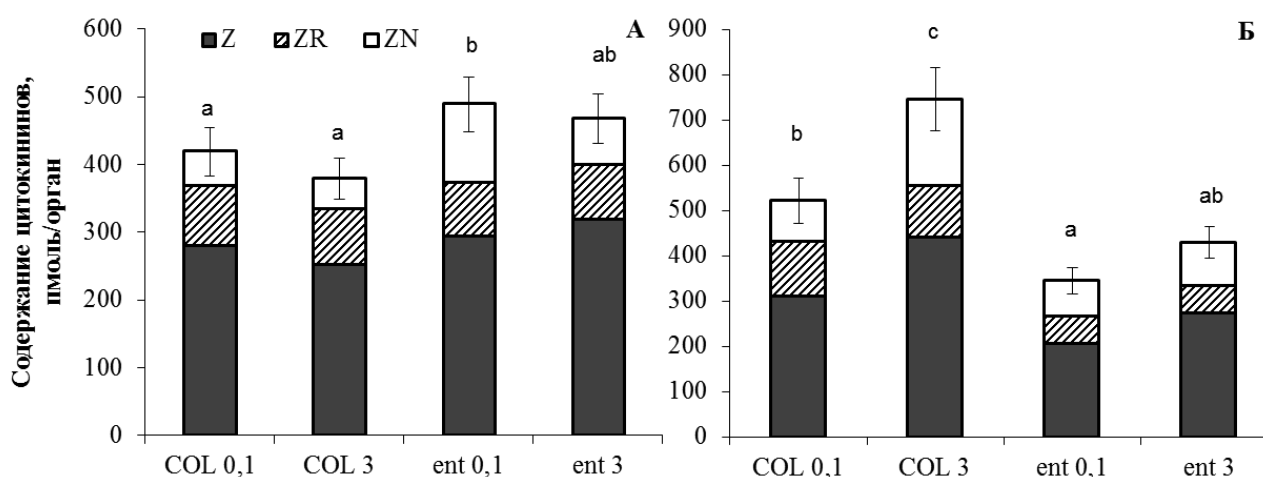


Рис. 4. Содержание цитокининов (Z - зеатин, ZR - зеатинрибозид, ZN - зеатиннуклеотид) 26-дневных мутантных растений арабидопсиса по переносчику рибозидов азотистых оснований ENT3 (*ent3-1*) и исходных растений *Columbia* (Col-0) через 5 суток после увеличения концентрации макроэлементов в среде (с 0,1 до 3-х кратной нормы раствора Хогланда-Арнона). Значения, достоверно различающиеся между собой при  $P \leq 0,05$  ( $n = 6$ ) обозначены разными буквами.

У растений, мутантных по переносчику рибозидов азотистых оснований ENT3 изменения удлинения корней под влиянием увеличения содержания макроэлементов в среде не происходило (рис. 3). Уровень цитокининов в корнях растений *Columbia* после увеличения концентрации макроэлементов возрастал на 43 %, в то время как у мутанта тенденция накопления цитокининов в корнях не была достоверной.

Другим важным показателем роста растений является соотношение массы побега и корня, поскольку способность растений перераспределять свои ассимилянты в пользу того или иного органа позволяет быстро ориентироваться в изменяющейся среде обитания. Повышение уровня минерального питания повышало величину соотношения сырой массы побег/корень у растений *Columbia* и не изменяло этот показатель у *ent3-1* (рис. 5).

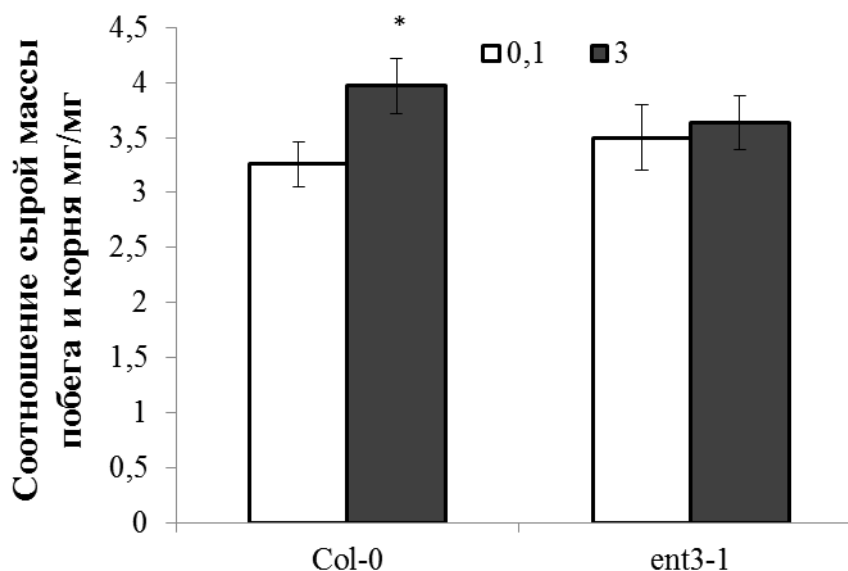


Рис. 5. Соотношение сырой массы побега и корня 4-недельных мутантных растений арабидопсиса по переносчику рибозидов азотистых оснований ENT3 (*ent3-1*) и исходных растений *Columbia* (Col-0) через 7 суток после увеличения концентрации макроэлементов в среде (с 0,1 до 3-х кратной нормы раствора Хогланда-Арнона). \* - различия достоверны при  $P \leq 0,05$  ( $n = 25$ ).

Цитокинины оказывают на рост корней и побегов разнонаправленное влияние. Как упоминалось выше, они способны ингибировать как удлинение, так и накопление массы корней [Ivanov, Filin, 2018; Коробова и др., 2016]. Скорость роста надземной части под влиянием цитокининов, как правило, возрастает [Schaller et al., 2014]. Расчет соотношения суммарного содержания трех форм цитокининов в побегах и корнях показал снижение этого показателя у растений *Columbia* под воздействием повышения концентрации макроэлементов (рис. 6). Это соответствует и может быть причиной увеличения соотношения сырой массы побег/корень у растений исходной линии (рис. 5).

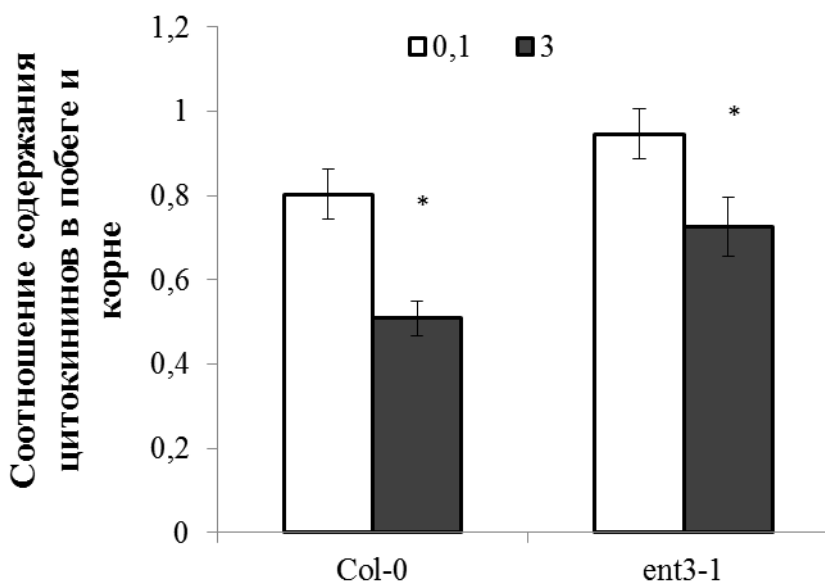


Рис. 6. Соотношение содержания цитокининов (зеатина, его рибозида и нуклеотида) в побегах и корнях 26-дневных мутантных растений арабидопсиса по переносчику рибозидов азотистых оснований ENT3 (*ent3-1*) и исходных растений *Columbia* (Col-0) через 5 суток после увеличения концентрации макроэлементов в среде (с 0,1 до 3-х кратной нормы раствора Хогланда-Арнона). \* - различия достоверны при  $P \leq 0,05$  ( $n = 6$ ).

У мутантных растений, несмотря на отсутствие перераспределения биомассы в ответ на повышение уровня минерального питания, соотношение цитокининов в побегах и корнях также снижалось. Однако оно происходило в меньшей степени, чем у растений исходной линии Columbia.

Таким образом, в условиях оптимального для растений арабидопсиса данного возраста уровня минерального питания переносчик ENT3, по-видимому, способствует поглощению рибозида зеатина клетками корней, что препятствует их загрузке в ксилему и оттоку в побег. Такая регуляция распределения цитокининов транспортером ENT3 играет важную роль в поддержании определенного пула цитокининов в корнях для обеспечения адекватных условиям среды роста.

Наличие ростовой реакции растений Columbia на увеличение количества макроэлементов в среде, проявляющейся в укорочении корней и повышении соотношения сырой массы побега и корней, и отсутствие ее у мутантных по транспортеру ENT3 растений указывает на возможную роль этого переносчика в обеспечении адаптивного ростового ответа растений. Содержание цитокининов в корнях и соотношение этих гормонов между органами изменялось под воздействием повышения уровня минерального питания у исходных и мутантных растений в одинаковом направлении, однако у *ent3-1* растений проявлялось в меньшей степени и было недостоверным. Полученные нами результаты позволяют предполагать, что переносчик ENT3 участвует в регулируемой цитокининами ростовой реакции растений на повышение концентрации макроэлементов, но механизм его действия остается предметом дальнейших исследований.

#### ФИНАНСОВАЯ ПОДДЕРЖКА

Работа выполнена при частичной поддержке гранта РФФИ № 20-04-00305.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Коробова А.В., Высоцкая Л.Б., Васинская А.Н. и др. Связь накопления биомассы корней с содержанием и метаболизмом цитокининов у нечувствительных к этилену растений // Физиология растений. 2016. Т. 63, № 5. С. 636–643. DOI: 10.7868/S0015330316050079
2. Коробова А.В., Иванов И.И., Ахиярова Г.Р. и др. Влияние неравномерного распределения макроэлементов на содержание гормонов и удлинение корней у растений пшеницы // Физиология растений. 2019. Т. 66, № 5. С. 367–374. DOI: 10.1134/S0015330319050105
3. Кудоярова Г.Р., Усманов И.Ю., Гюли-Заде В.З. и др. Влияние уровня минерального питания на рост, концентрацию цитокининов и ауксинов в проростках пшеницы // Физиология растений. 1989. Т.36, № 5. С.1012–1015.
4. Трапезников В.К., Иванов И.И. Ответные реакции растений на гетерогенное распределение элементов питания в среде // Агрехимия. 2012. № 5. С. 73–90.
5. Трапезников В.К., Иванов И.И., Тальвинская Н.Г. и др. Рост растений и формирование корневой системы яровой мягкой пшеницы на гетеро- и гомогенной питательной среде при различной напряженности солевого воздействия // Агрехимия. 2007. № 3. С. 18–27.
6. Duran-Medina I., Diaz-Ramirez D., Marsch-Martinez N. Cytokinins on the Move // Front. Plant Sci. 2017. V. 8. Article 146. DOI: 10.3389/fpls.2017.00146

7. Ivanov V.B., Filin A.N. Cytokinins regulate root growth through its action on meristematic cell proliferation but not on the transition to differentiation // *Funct. Plant Biol.* 2018. V. 45. P. 215–221. DOI: [10.1071/FP16340](https://doi.org/10.1071/FP16340)
8. Kang J., Park J., Choi H. et al. Plant ABC Transporters. // *Arabidopsis Book*. 2011. V. 9. Article e0153. DOI: [10.1199/tab.0153](https://doi.org/10.1199/tab.0153)
9. Kudoyarova G.R., Dodd I.C., Veselov D.S. et al. Common and specific responses to availability of mineral nutrients and water // *J. Exp. Bot.* 2015. V. 66. P. 2133–2144. DOI: [10.1093/jxb/erv017](https://doi.org/10.1093/jxb/erv017)
10. Kudoyarova G.R., Korobova A.V., Akhiyarova G.R. et al. 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. P. 2287–2294. DOI: [10.1093/jxb/eru113](https://doi.org/10.1093/jxb/eru113)
11. Miyawaki K., Matsumoto-Kitano M., Kakimoto T. Expression of cytokinin biosynthetic isopentenyltransferase genes in Arabidopsis: tissue specificity and regulation by auxin, cytokinin, and nitrate // *Plant J.* 2004. V. 37. P. 128–138. DOI: [10.1046/j.1365-313X.2003.01945.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2003.01945.x)
12. Sakakibara H. Cytokinins: activity, biosynthesis, and translocation // *Ann. Rev. Plant Biol.* 2006. V. 57 (1). P. 431–449. DOI: [10.1146/annurev.arplant.57.032905.105231](https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105231)
13. Schaller G. E., Street I. H., Kieber J.J. Cytokinin and the cell cycle // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2014. V. 21. P. 7–15. DOI: [10.1016/j.pbi.2014.05.015](https://doi.org/10.1016/j.pbi.2014.05.015)
14. Shtratnikova V.Yu., Kudryakova N.V., Kudoyarova G.R. et al. Effects of nitrate and ammonium on growth of Arabidopsis thaliana plants transformed with the ARR5::GUS construct and a role for cytokinins in suppression of disturbances induced by the presence of ammonium // *Russ. J. Plant Physiol.* 2015. V. 62. P. 741–752. DOI: [10.7868/S0015330315060159](https://doi.org/10.7868/S0015330315060159)
15. Sun J., Hirose N., Wang X. et al. Arabidopsis SOI33/AtENT8 gene encodes a putative equilibrative nucleoside transporter that is involved in cytokinin transport in planta // *J. Integr. Plant Biol.* 2005. V. 47. P. 588–603. DOI: [10.1111/j.1744-7909.2005.00104.x](https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2005.00104.x)
16. Veselov S.Yu., Timergalina L.N., Akhiyarova G.R. et al. Study of cytokinin transport from shoots to roots of wheat plants is informed by a novel method of differential localization of free cytokinin bases or their ribosylated forms by means of their specific fixation // *Protoplasma*. 2018. V. 255. P. 1581–1594. DOI: [10.1007/s00709-018-1248-7](https://doi.org/10.1007/s00709-018-1248-7)
17. Vysotskaya L.B., Korobova A.V., Veselov S.Yu. et al. ABA mediation of shoot cytokinin oxidase activity: assessing its impacts on cytokinin status and biomass allocation of nutrient deprived durum wheat // *Funct. Plant Biol.* 2009. V. 36. P. 66–72. DOI: [10.1071/FP08187](https://doi.org/10.1071/FP08187)
18. Wormit A., Traub M., Flörchinger M. et al. Characterization of three novel members of the Arabidopsis thaliana equilibrative nucleoside transporter (ENT) family // *Biochem. J.* 2004. V. 383. P. 19–26. DOI: [10.1042/bj20040389](https://doi.org/10.1042/bj20040389)
19. Zhang K., Novak O., Wei Z. et al. Arabidopsis ABCG14 protein controls the acropetal translocation of root-synthesized cytokinins // *Nat. Commun.* 2014. V. 5. Article 3274. DOI: [10.1038/ncomms4274](https://doi.org/10.1038/ncomms4274)