



УДК 581.1 577.171.5

Сравнительный анализ содержания индолил-3-укусной и абсцизовой кислот в побегах карликовой и высокорослой форм яблони сибирской в природных условиях и при интродукции

А. В. Рудиковский, А. В. Столбикова, Л. В. Дударева, Е. Г. Рудиковская,
Т. П. Побежимова

Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, Иркутск
E-mail: prod@sifibr.irk.ru

Аннотация. Изучали уровень эндогенных индолилукусной (ИУК) и абсцизовой (АБК) кислот в верхушечной части побегов высокорослой и карликовой форм яблони сибирской в природной среде и при интродукции. Показано, что карликовость растений обусловлена снижением содержания ИУК и связанным с этим изменением соотношения ИУК/АБК. Это соотношение для высокорослых деревьев всегда было больше, а для карликовых меньше. Соотношение гормонов и их содержание в изучаемых формах не изменялось при интродукции, несмотря на увеличение скорости роста побегов. Сделан вывод о том, что уровень ИУК не определяется ее акропетальным транспортом, а зависит от синтеза в наземной части растения. В связи с этим обсуждается вклад фитогормонов в формирование карликового статуса яблони сибирской.

Ключевые слова: яблоня сибирская *Malus baccata*, карликовые формы, фитогормоны, индолилукусная и абсцизовая кислоты.

Введение

Одним из основополагающих принципов современной физиологии растений является положение о том, что рост и дифференциация растения определяется взаимодействием разных типов фитогормонов. Многочисленные исследования посвящены изучению влияния эндогенного уровня ауксинов, гиббереллинов, цитокининов, абсцизовой кислоты, этилена, брассиностероидов и стриголактонов на морфогенез, а также их участию в ответе растений на внешние воздействия.

Взаимовлияние и перекрёстное действие фитогормонов наиболее ярко проявляются при их действии на ростовые процессы. Особую проблему представляет действие фитогормонов на формирование карликового статуса фруктовых деревьев [6]. Исследователи связывают этот феномен, в частности, с соотношением индолилукусной (ИУК) и абсцизовой кислот (АБК) [11]. Кроме научного, интерес к этой теме обусловлен явными экономическими преимуществами использования карликовых форм в качестве садовых подвоев.

АБК является гормоном, выполняющим самые разнообразные функции в онтогенезе растения: регуляция водного обмена путём влияния на устьичную проводимость, участие в

ответе растений на стресс, ингибирование прорастания семян и т. д. В ряде работ продемонстрировано, что карликовость у яблони и цитрусовых может быть связана с повышенным уровнем АБК [16]. Наиболее показателен тот факт, что введение АБК в ствол яблони может уменьшать размеры побегов, при этом карликовые подвои более чувствительны к её действию. Было сделано предположение, что высокая концентрация АБК в карликовых деревьях яблони может влиять на транспорт других гормонов, в том числе ИУК [11].

С другой стороны, появляется всё больше информации о том, что фитогормоны могут взаимно регулировать не только транспорт, но также синтез и этапы сигналинга друг друга (*hormone crosstalk*) [21]. На мутантах арабидопсиса было показано, что увеличение количества АБК приводит к усилению конъюгации ИУК. Это влияние опосредовано действием АБК на фактор транскрипции R2R3 типа MYB, который, в свою очередь, активирует гены GH3, ответственные за конъюгацию ауксина [20].

Рядом исследований было показано, что у высокорослых растений эндогенное содержание ИУК выше, чем у карликовых [13]. При этом уровень ауксинов гораздо выше в апексах и других меристематических тканях растений:

так, уровень ИУК в камбии некоторых видов деревьев на один-два порядка выше, чем в коре или древесине [5]. Представляется вероятным, что не средняя концентрация ауксинов в тканях дерева, а его распределение в меристематических тканях является фактором, определяющим рост дерева.

Несмотря на довольно большое количество работ по определению уровня эндогенных ауксинов, имеются противоречивые данные о содержании ИУК в тканях яблони различных типов роста. М. Гроховская с соавторами [10] показали, что уровень ауксина в листьях и почках у высокорослых яблонь был выше, чем у карликовых. Между тем с помощью методов газовой хроматографии и масс-спектрометрии (ГХ-МС) на этих же растениях было показано, что уровень ИУК в почках карликовых растений был выше, а в листьях – ниже, чем у высокорослых [8]. Не было выявлено разницы между содержанием ауксинов в апикальной части побегов нормальных и колонновидных сортов яблони в период интенсивного роста новых побегов [9]. В противоположность этому в более ранней работе с сортом Макинтош Ваяк было установлено, что уровень ИУК в почках спурового мутанта выше, чем у исходного сорта Макинтош [14]. Исследования Дж. Камбодж с соавторами показали [11], что уровень ИУК в коре разных по росту подвоев достоверно не отличался. В то же время Т. Творковский и С. Миллер установили, что уровень ИУК в апикальных почках подвоев М.9 (карликовый) и М.7 (полукарликовый) был ниже, чем у сеянцев Антоновки, но различие также не было достоверным [22]. Такие же противоречивые данные получены и об уровне АБК в тканях карликовых деревьев. Содержание АБК в апикальной части полукарликового подвоя М.7 было больше, чем у карликового подвоя М.9 [22]. К тому же в ряде работ показано, что отношение ИУК/АБК было низким (0,2) даже у среднерослого сорта Джонатан [18].

Таким образом, в качестве основных участников процесса формирования карликовости можно рассматривать ИУК (усиливающую рост растений) и АБК (её антагонист). Их содержание и соотношение в разных органах дерева, а также взаимодействие друг с другом и с другими гормональными агентами, очевидно, позволяют очень тонко регулировать рост и развитие растительного организма на основе генетически запрограммированного сценария и в зависимости от условий внешней среды.

Целью настоящей работы было проведение сравнительного анализа уровня эндогенных ИУК и АБК и их соотношения в верхушечной части побегов карликовой и высокорослой форм яблони сибирской (*Malus baccata* Borkh.), растущей в природной среде и в условиях интродукции. Основные исследования содержания фитогормонов проводились ранее на подвоях и сортах, близких к яблоне домашней. В данном случае исследован другой вид – дикорастущая яблоня сибирская. Её карликовая форма в природных условиях произрастает в дельте р. Селенги [3]. Нужно отметить, что этот вид яблони интенсивно используется в селекционных работах как ценный генетический материал, позволяющий улучшить зимостойкость яблони домашней [3].

Материалы и методы

Растительный материал. Для исследования были использованы верхушечные части побегов (длиной 1 см без распускающихся листьев) скелетных ветвей, растущих близко к вертикальному положению. Растительный материал собирали между 10 и 11 часами, замораживали в жидком азоте и хранили при температуре -70°C . Для отбора экспериментального материала использовались деревья разных форм сибирской яблони, растущих в природной среде и в условиях интродукции, а также деревья карликовой формы яблони сибирской, привитые на высокорослый подвой (ранетка пурпуровая).

Исследованные карликовые и высокорослые деревья в природе растут близ с. Ягодное в 12,5 км от г. Гусинозёрска (Селенгинский район Республики Бурятия). Интродуцированные яблони произрастают на экспериментальном участке СИФИБР СО РАН, расположенном в черте г. Иркутска, на котором были высажены корневые отпрыски, взятые в природных популяциях от высокорослых и карликовых растений. Прививка осуществлялась на двухлетний высокорослый подвой (ранетка пурпуровая) окулировкой почки, взятой с карликовой формы сибирской яблони. Для проведения экспериментов были заложены по 3 повторности (в каждой по 7 деревьев). Все выращиваемые деревья росли без полива. В первые два года высаженные корневые отпрыски обрезались для формирования одноствольного дерева с вертикальным стволом. Растительный материал собирали с половины растений, на второй половине проводились морфометрические измерения.

Определение полевой влажности почвы и полной полевой влагоёмкости (ППВ) проводили согласно общепринятой методике [1].

Экстракция фитогормонов. Растительный материал (1 г) гомогенизировали в жидком азоте. В качестве внутреннего стандарта использовали 4-метоксибензойную кислоту (Fluka, США). Экстракцию фитогормонов проводили 80%-ным метанолом (в качестве антиоксиданта использовали диэтилтиокарбонат натрия) в течение 10 мин в ультразвуковой бане при температуре 4 °С. Центрифугировали (Allgra™ 64R centrifuge, Beckman Coulter) 20 мин при 20000 г и температуре 4 °С. Супернатант подкисляли муравьиной кислотой (до концентрации 0,5 %). Далее очищали образец от пигментов с использованием картриджей для твердофазной экстракции Sep-Pak C₁₈ (Waters Associates, Ирландия). Метанол выпаривали на ротормном испарителе при 30 °С, затем объём пробы доводили до 5 мл деионизованной водой, подкисляли муравьиной кислотой (0,5 %) и наносили на патрон Oasis Max (Waters Associates, Ирландия). Патрон последовательно промывали 5%-ной NH₄OH и 100%-ным метанолом. Пробу смывали 2%-ной муравьиной кислотой в метаноле, выпаривали на ротормном испарителе досуха и получали триметилсилильные производные, нагревая 30 мин при 70 °С с *N,O*-bis(trimethylsilyl) trifluoroacetamide (BSTFA, Sigma, США). В качестве стандартных образцов использованы ИУК и АБК (Sigma, США).

Хромато-масс-спектрометрия. Анализ подготовленных образцов проводили методом газожидкостной хроматографии с использованием хромато-масс-спектрометра 5973N/6890N MSD/DS (Agilent Technology, США). Объём вводимой пробы 2 мкл; температура испарителя 250 °С, источника ионов 230 °С, детектора 150 °С, линии, соединяющей хроматограф с масс-спектрометром, 280 °С. Диапазон сканирования 41–450 а. е. м. Капиллярная колонка HP-5MS (30 м×0,250 мм×0,50 мкм), неподвижная фаза – 5%-ный фенил-метил-полисилоксан, градиент температуры: от 70 до 280 °С со скоростью 5 °С/мин, затем от 280 до 300 °С со скоростью 20 °С/мин. Подвижная фаза – гелий, скорость потока газа 1 мл/мин. Разделение потоков 5:1. Масс-спектрометр – квадруполь, способ ионизации – электронный удар (EI) (энергия ионизации: 70 эВ). Анализ проводили в режиме поиска отдельных ионов (SIM). Характерные ионы TMS-производных: 4-метоксибензойная кислота (внутренний стандарт) – 267, 223, 193, 282, 73; ИУК – 202, 319,

203, 304; АБК – 190, 183, 134, 162. Для идентификации фитогормонов использовали сравнение времени их удерживания с временем удерживания стандартов, а также библиотеки масс-спектров NIST05 и WILEY7.

Каждый эксперимент выполнен в 3–5 биологических повторностях. Статистическую обработку результатов проводили с помощью программы Excel из пакета MS Office 2007. Для всех полученных результатов приведены стандартные отклонения. Достоверность различий между вариантами определяли с помощью *t*-критерия Стьюдента ($P \leq 0,5$).

Результаты и обсуждение

В ходе проведённых исследований выявлено, что содержание эндогенной ИУК в верхушечной части побегов карликовой и высокорослой форм дикой сибирской яблони значительно различалось. Так, содержание ауксина в карликовых деревьях достигало 116 нг/г сухого веса, в высокорослой же форме – втрое выше (350 нг/г сухого веса) (рис. 1). Содержание АБК в верхушках побегов было примерно одинаковым в обеих изучаемых формах (210 и 213 нг/г сухого веса у высокорослой и карликовой растений соответственно). Соотношение ИУК/АБК для высокорослых растений во всех случаях было больше единицы и составляло 1,67, а для карликовых – 0,55.

Природные местообитания высокорослых и карликовых форм яблони сибирской отличаются континентальным, сухим климатом. Годовая сумма осадков редко превышает 200 мм в год, при этом доля зимних осадков в обеспечении влагой межгорных котловин крайне незначительна, поскольку частые ветра (зимой и особенно весной) почти на 80 % выдувают и без того маломощный снежный покров. Развитие растений происходило на фоне низкой влажности воздуха. Следует отметить, что изучавшиеся в природе высокорослые растения яблони сибирской произрастали на почве с содержанием влаги, близким к оптимальному (77 % от ППВ), что обеспечивалось непосредственной близостью водотока. Природная группа карликовых растений состояла из деревьев, высота которых не превышала 120 см. Возраст самого высокого растения в популяции составил 22 года при диаметре ствола 2,2 см. Для этих растений характерно очень небольшое число побегов продолжения, которые развивались не вверху кроны, а в её середине и росли в положении, близком к горизонтальному, образуя вая кустовидную форму. Изменений диаметра

штамба при росте в течение сезона 2009 г. выявлено не было. Установлено, что у природных высокорослых деревьев длина годового прироста составляла $12,1 \pm 0,78$ см. Среднее недостоверное увеличение диаметра штамба составило 1 мм. Процент влажности почвы от ППВ в

месте обитания карликовых форм яблони сибирской был несколько понижен (60 %). Среднемесячная температура в районе г. Гусино-озёрска в июне 2009 г. составляла $19,4$ °С, а влажность воздуха $47,3$ % [12].

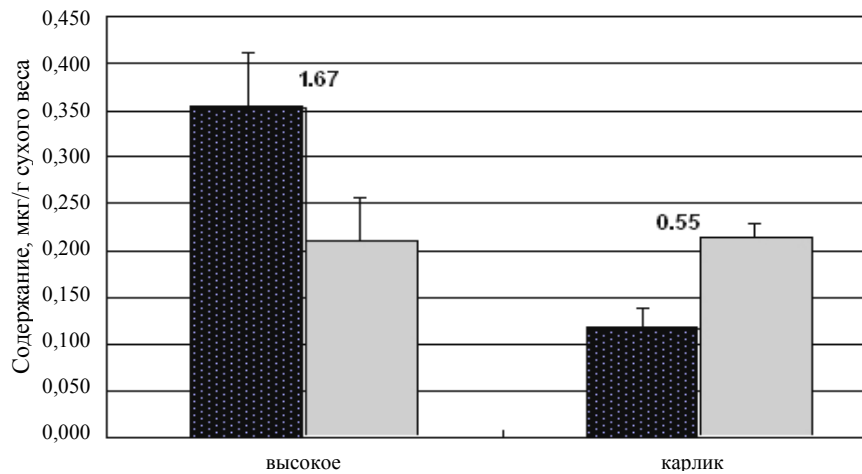


Рис. 1. Содержание ИУК и АБК в верхушечной части наземных побегов яблони сибирской, произрастающей в природных условиях. 1,67; 0,55 – соотношения ИУК/АБК для разных форм яблони

В связи с этим представляли интерес изменения в содержании фитогормонов при интродукции растений в более благоприятные по водообеспеченности условия г. Иркутска. На территории экспериментального участка СИФИБР в июне 2009 г. процент влажности почвы от ППВ составил около 80 %, влажность воздуха 72 %, средняя месячная температура $13,2$ °С [12].

Установлено, что при выращивании растений яблони сибирской в этих условиях содержание двух исследованных гормонов практически не изменилось. Содержание ИУК в

верхушечных побегах высокорослой яблони составило 325 нг/г сухого веса, а карликовой – втрое ниже (101 нг/г сухого веса). Существенно не отличалось и содержание АБК в обеих исследуемых формах по сравнению с аналогичными дикими (186 нг/г сухого веса – высокие и 212 нг/г сухого веса – карлики), при этом достоверно не различаясь и между собой. Соотношение ИУК и АБК было всегда выше у высокорослых растений независимо от того, в каких условиях они росли (1,75 против 0,48 у карликовых) (рис. 2).

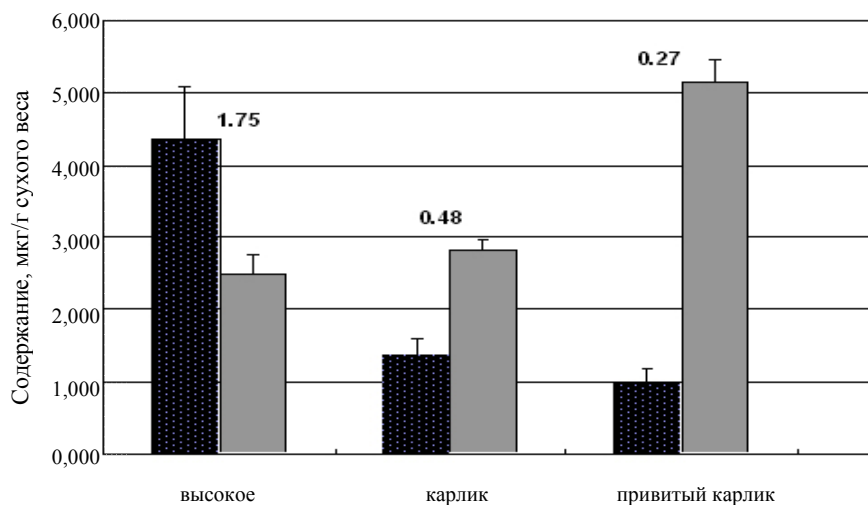


Рис. 2. Содержание ИУК и АБК в верхушечной части наземных побегов яблони сибирской, произрастающей в условиях интродукции. 1,75; 0,48; 0,27 – соотношения ИУК/АБК для разных форм яблони

Отмечено, что увеличение содержания исследуемых фитогормонов в более благоприятных по водообеспеченности условиях связано с интенсификацией роста изучаемых форм. Сезонный прирост побегов у высокорослой яблони оказался примерно вдвое выше, чем у карликовой (рис. 3). К концу сезона по основным признакам, характеризующим ростовые параметры дерева (высота дерева и диаметр штамба), высокорослая яблоня существенно опережала карликовую (табл. 1). Полученные харак-

теристики интродуцированных форм подтвердили существенное влияние пониженного уровня свободного ауксина в верхушечной части побегов на формирование своеобразной кустовой формы карликового дерева, связанной с нарушением апикального доминирования. Это выражалось в более интенсивном росте скелетных ветвей по сравнению с высокорослыми формами. Подобная форма кроны образовывалась у карликовых яблонь и в условиях природного обитания [3].

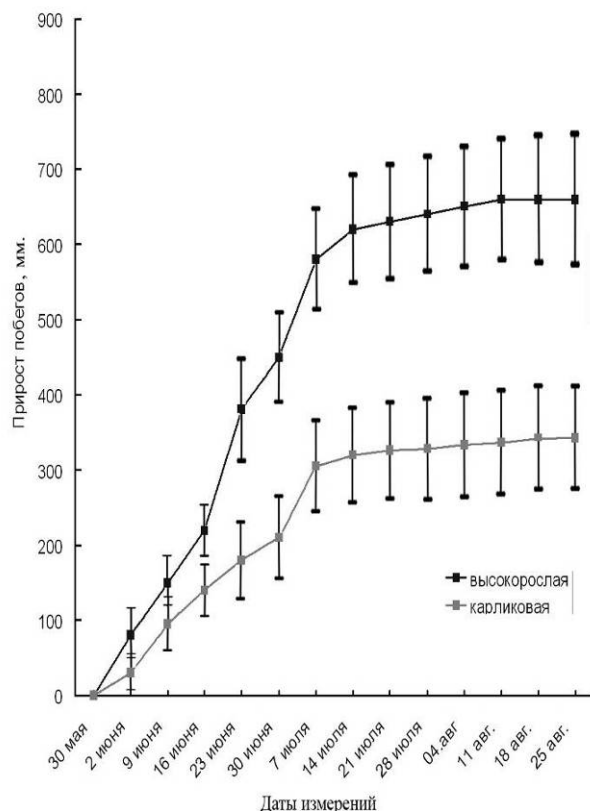


Рис. 3. Динамика прироста побегов карликовой и высокорослой форм яблони сибирской, произрастающих в условиях интродукции в течение вегетационного сезона 2009 г.

Таблица 1
Параметры роста 3-летних деревьев карликовой и высокорослой форм яблони сибирской, произрастающих в условиях интродукции

Параметры роста	Формы яблони	
	карликовая	высокорослая
Высота дерева, м	1,34*	2,39
Диаметр штамба, см	1,92*	3,15
Число междоузлий на однолетнем приросте, шт	20	25
Длина однолетнего прироста-побега, см	35,6*	67,3
Скелетные ветви меньше 5 см, шт	1,2*	8,9
Скелетные ветви больше 5 см, шт	7,3*	1,5
Длина междоузлия, см	2,2	2,5
Толщина однолетнего прироста, мм	0,34	0,44

Примечание: * – различия достоверны при $P < 0,05$.

Для детального изучения влияния АБК и ИУК на рост деревьев яблони сибирской карликовая и высокорослая формы были привиты на 2-летний высокорослый подвой. В этом эксперименте явно проявилось различие во влиянии высокорослых и карликовых подвоев на форму образующихся деревьев. При анализе изменений диаметра штамба и количества междоузлий у однолетнего прироста выявлено, что у карликовых прививок интенсивнее развивались боковые побеги (скелетные ветви) (табл. 2). Такой рост приводил к образованию кустовидной карликовой формы, подобной деревьям, росшим на собственных корнях как в природных условиях, так и в условиях интродукции.

Исследование содержания фитогормонов показало, что уровень ИУК в верхушечной

части побегов карликовых прививок (74 нг/г сухого веса) оказался недостоверно ниже, нежели у интродуцированной карликовой корнесобственной яблони (см. рис. 2). Этот факт позволяет предполагать, что содержание ауксинов и скорость роста наземной части дерева зависят не от деятельности корневой системы и гормональных сигналов из неё, а от синтеза ИУК в апикальной части побега, молодых листьях и её базипетального транспорта. В то же время установлено [2], что высокорослые привои, привитые на карликовые подвои, показывают снижение уровня эндогенной ИУК. Такое наблюдение поддерживается хорошо установленным фактом, что интеркалярная вставка из карликовых форм сама по себе действует как карликовый подвой [20].

Таблица 2

Влияние привоя разных форм яблони сибирской на рост однолетних прививок

Показатели роста	Прививка карликовой формой	Прививка высокорослой формой
Годовой прирост прививки, см	66,8*	112
Диаметр штамба у прививки, см	0,9*	1,43
Число междоузлий на прививке, шт.	26*	49
Средняя длина скелетных ветвей, см	21,47*	9,67
Длина междоузлия, см	2,20	2,23
Толщина однолетнего прироста, см	0,3	0,39

Примечание: * – различия достоверны при $P < 0,05$.

Отмечено также, что в тканях привитой на высокорослый подвой карликовой яблони существенно возросло содержание АБК (387 нг/г сухого веса). Возможно, это связано с неполной совместимостью между подвоем и привоем. Соотношение ИУК/АБК в этом случае, как и у других карликов, оказалось меньше единицы (0,27).

Таким образом, проведённые исследования показывают, что формирование карликового габитуса у яблони сибирской, вероятно, связано с пониженным содержанием свободной ИУК в верхушечной части её побегов. Подобная тенденция проявилась как в природных условиях, так и в условиях интродукции и при прививке на высокорослый подвой.

Известно, что полярный транспорт ИУК является критическим звеном в поддержании структуры и активности сосудистого камбия деревьев, деятельность которого поддерживает вторичный рост в стволе [19; 23]. Важность базипетального полярного транспорта ИУК продемонстрирована кольцеванием ствола и удалением апикальных почек. Кольцевание приводило к увеличению трахеид и повыше-

нию уровня ИУК выше кольца, а декапитация вела к уменьшению продукции трахеид и концентрации ИУК. Показано, что скорость базипетального транспорта меченой индолилуксусной кислоты выше в высокорослом подвое М.111, нежели в низкорослом М.9 [7]. Авторы работы предполагают, что более медленный транспорт меньшего количества ИУК в конечном счёте приводит к формированию меньшего числа сосудов ксилемы, что так характерно для карликовых форм яблони. Снижение скорости роста карликовых форм яблони сибирской в наших опытах с этой позиции вполне объяснимо.

Более сложным является вопрос о влиянии на рост эндогенного АБК. Значительное число опубликованных результатов исследований свидетельствуют о её роли как ингибитора роста в условиях стресса. С другой стороны, АБК описана также как элемент, поддерживающий рост в различных тканях некоторых видов растений, когда последние находятся в условиях засоленности, холода, жары, засухи и уплотнения грунта. При этом АБК-дефицитные мутанты некоторых видов растений часто меньше размером и имеют более мелкие листья, чем

дикие типы, однако их рост значительно усиливается в присутствии экзогенной АБК [21]. Выдвинуто предположение, что АБК является ингибитором роста при стрессе, но поддерживает рост в контрольных (не стрессовых) условиях [4].

Карликовость у яблони часто связывают с увеличением содержания АБК [11; 16]. Показано, что в коре карликовой яблони содержание АБК выше, чем в коре высокорослых форм [11]. Экзогенная АБК, нанесённая на листья двух видов яблони (Сиверса и Хубейская) вызывала уменьшение роста, биомассы, общей площади листьев, укорачивание междоузлий [15].

В нашем эксперименте не было обнаружено отличий в содержании АБК в верхушечных частях побегов контрастных по росту форм яблони сибирской, выросших в одинаковых условиях. Высокое содержание АБК отмечено также для варианта с привитой на высокорослый подвой карликовой яблоней. Возможно, такое увеличение является результатом неполной совместимости между подвоем и привоем, что подтверждается более низким процентом прижившихся на высокорослом подвое почек карликовой яблони в сравнении с высокорослой. Опосредованно об этом свидетельствует и сниженное содержание хлорофиллов и каротиноидов в листьях этого варианта, сохраняющееся в течение всего вегетационного периода [2].

Известно, что для роста и развития растений очень важно функциональное взаимовлияние фитогормонов, особенно при абиотическом стрессе. При этом взаимодействие гормонов может быть нелинейным и формироваться в результате их влияния друг на друга на разных уровнях транскрипции. Сведения о таком взаимодействии получают при исследовании мутантов с пониженным восприятием АБК или ауксинов, а также растений со сверхэкспрессией компонентов сигналинга этих гормонов [21]. При этом некоторые из мутантов показывают плейотропный эффект, что говорит о том, что мутантные гены или повышенная экспрессия белков действуют на сигнальную трансдукцию ИУК и АБК. С помощью таких методов было показано, например, что местом пересечения сигналинга АБК и ауксинов является фактор транскрипции AVI3, участвующий в трансдукции сигнала АБК.

Соотношение ИУК/АБК в верхушечной части побегов карликовых и высокорослых сибирских яблонь заметно различается. У высокорослых яблонь (природных и интродуцированных) это соотношение больше единицы, а у карликовых во всех вариантах выращивания меньше. Согласно литературным данным, со-

держание свободной АБК в верхушечных частях побегов яблони домашней, наоборот, превышало содержание свободной ИУК [22], та же закономерность наблюдается и для цитрусовых [16; 17]. При этом не наблюдается тесной связи между соотношением ИУК/АБК и степенью карликовости яблони домашней. Например, у яблони сорта Джонатан, растения которой считаются среднерослыми, соотношение ИУК/АБК составило 0,2 [18]. Полукарликовый подвой яблони М.7 имел меньшее соотношение ИУК/АБК (0,34), тогда как карликовый подвой М.9 – большее (0,49). Такая же ситуация характерна и для цитрусовых [17]. На основании увеличенного отношения (ИУК/АБК > 1) у яблони сибирской, напротив, можно говорить о высокой скорости роста деревьев.

Заключение

Проведённые исследования показали, что участие фитогормонов в формировании карликовых форм у яблони сибирской проявляется не в изменении уровня АБК, как можно было ожидать, а в снижении содержания ИУК в верхушечной части побегов (конус нарастания и молодые разворачивающиеся листья). При этом уровень содержания ИУК определяется не столько акропетальным транспортом, сколько интенсивностью её синтеза в наземной части растения. Поскольку численное значение соотношения АБК/ИУК для карликовой яблони во всех случаях меньше единицы, то оно может использоваться, как диагностический признак при определении габитуса яблони сибирской. Тот факт, что соотношение гормонов и их содержание в обеих формах яблони сибирской не изменялось при интродукции, несмотря на увеличение скорости роста побегов, даёт основания предположить, что эти параметры генетически детерминированы. Однако этот вопрос требует дальнейшего изучения.

Работа выполнена при поддержке проекта РФФИ 08-04-98064_байкал_a и междисциплинарного интеграционного проекта № 105 СО РАН.

Литература

1. Вадюнина А. Ф. Методы исследования физических свойств почв / А. Ф. Вадюнина, З. А. Корчагина. – М. : Агропромиздат, 1986. – 416 с.
2. Сравнительный анализ содержания пигментов фотосинтетического аппарата карликовой и высокорослой форм яблони сибирской. / А. В. Столбикова [и др.] // Материалы Всерос. конф. мол. ученых

- «Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы». – Улан-Удэ, 2010. – С. 109–111.
3. Уникальные и редкие формы яблони сибирской Селенгинского района Бурятии / Рудиковский А. В. [и др.] // Сиб. экол. журн. – 2008. – № 2. – С. 327–333.
4. A mutational analysis of the ABA1 gene of *Arabidopsis thaliana* highlights the involvement of ABA in vegetative development / J. M. Barrero [et al.] // J. Exp. Botany. – 2005. – Vol. 56. – P. 2071–2083.
5. A radial concentration gradient of indole-3-acetic acid is related to secondary xylem development in hybrid aspen / H. Tuominen [et al.] // Plant Physiol. – 1997. – Vol. 115. – P. 577–585.
6. Atkinson C. Understanding how rootstocks dwarf fruit trees / C. Atkinson, M. Else // The compact fruit tree. – 2001. – Vol. 34. – P. 46–49.
7. Auxin transport capacity in relation to the dwarfing effect of apple rootstocks / K. Soumelidou [et al.] // J. Hort. Sci. – 1994. – Vol. 69. – P. 719–725.
8. Buta J. G. Levels of indole-3-acetic acid in vigorous and genetic dwarf apple trees / J. G. Buta, A. N. Reed, G. S. Murti // J. Plant Growth Regul. – 1989. – Vol. 8. – P. 249–253.
9. Comparison of endogenous IAA and cytokinins in shoots of columnar and normal type apple trees / M. Watanabe [et al.] // J. Japan. Soc. Hort. Sci. – 2004. – Vol. 73. – P. 19–24.
10. Endogenous auxin and gibberellin levels in low and high Vigour apple seedlings / M. J. Grochowska [et al.] // Acta Hort. – 1984. – Vol. 146. – P. 125–143.
11. GC-MS-SIM of abscisic acid and indole-3-acetic acid in shoot bark of apple rootstocks / J. S. Kamboj [et al.] // Plant Growth Regulation. – 1999. – Vol. 28. – P. 21–27.
12. Расписание погоды [Электронный ресурс]: сайт. – URL: <http://rp5.ru/>
13. Law D. M. Comparative indole-3-acetic acid levels in the slender pea and other pea phenotypes / D. M. Law, P. J. Davies // Plant Physiol. – 1990. – Vol. 93. – P. 1539–1543.
14. Looney N. E. Spur-type growth mutants of McIntosh apple: a review of their genetics, physiology and field performance / N. E. Looney, W. D. Lane // Acta Hort. – 1993. – Vol. 146. – P. 31–46.
15. Morphological and physiological responses of two contrasting *Malus* species to exogenous abscisic acid application / X. Ma [et al.] // Plant Growth Regul. – 2008. – Vol. 56. – P. 77–87.
16. Noda K. Indole acetic and abscisic acid levels in new shoots and fibrous root of Citrus scion-rootstock combination / K. Noda, H. Okuda, I. Iwagaki // Scientia Horticulture. – 2000. – Vol. 84. – P. 245–254.
17. Noda K. Relationship between growth and IAA and ABA levels in Citrus rootstock seedlings / K. Noda, H. Okuda, I. Iwagaki // J. Japan. Soc. Horticult. Sci. – 2001. – Vol. 70. – P. 258–260.
18. Noiton D. Effects of serial subculture in vitro on the endogenous levels of indole-3-acetic acid and abscisic acid and rootability in microcuttings of Jonathan' apple / D. Noiton, J. H. Vine, M. G. Mullins // Plant Growth Regulation. – 1992. – Vol. 11. – P. 377–383.
19. Sundberg B. Effects of the indole-3-acetic acid (IAA) transport inhibitors n-1-naphthylphthalamic acid and morphactin on endogenous IAA dynamics in relation to compression wood formation in 1-yearold *Pinus sylvestris* (L.) shoots / B. Sundberg, H. Tuominen, C. H. A. Little // Plant Physiol. – 1994. – Vol. 106. – P. 469–476.
20. The MYB96 transcription factor mediates abscisic acid signaling during drought stress response in *Arabidopsis* / P. J. Seo [et al.] // Plant Physiology. – 2009. – Vol. 151. – P. 275–289.
21. The role of abscisic acid and auxin in the response of poplar to abiotic stress / Popko J. [et al.] // Plant Biology. – 2010. – Vol. 12. – P. 242–258.
22. Tworkoski T. Endogenous hormone concentrations and bud-break response to exogenous benzyl adenine in shoots of apple trees with two growth habits grown on three rootstocks / T. Tworkoski, S. Miller // J. Horticult. Sci. and Biotech. – 2007. – Vol. 82. – P. 960–966.
23. Uggla C. Indole-3-acetic acid controls cambial growth in Scots pine by positional signaling / C. Uggla, E. J. Mellerowicz, B. Sundberg // Plant Physiol. – 1998. – Vol. 117. – P. 113–121.
24. Webster A. D. Rootstocks and interstock effects on deciduous fruit tree growth and cropping. Brief Review / A. D. Webster // Compact Fruit Tree. – 1994. – Vol. 27. – P. 5–16.

Comparative analysis of indole-3-acetic and abscisic acid in the Siberian dwarf apple trees shoots in the wild and in the introduction

A. V. Rudikovskiy, A. V. Stolbikova, L. V. Dudareva, E. G. Rudikovskaya, T. P. Pobezhimova

Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS, Irkutsk

Abstract. A study is made of the level of endogenous indole-acetic (IAA) and abscisic acids (ABA) in the shoot apex of the tall and dwarf forms of Siberian crabapple in the natural environment and in the case of introduction. It is shown that a dwarfing in plants is caused by a decline in IAA content, and by the associated changes of the IAA/ABA ratio. This ratio has always been above and below unity for tall and dwarf trees, respectively. The ratio of hormones and their contents in the studied forms did not change when introduced, while increasing the rate of

growth of the shoots. It is concluded that the IAA level is not determined by its acropetal transport but depends on the synthesis in the above-ground part of a plant. In this context, we discuss the contribution of phytohormones to formation of the dwarf status of Siberian crabapple.

Keywords: Siberian crabapple, *Malus baccata*, dwarf forms, phytohormones, indole-acetic and abscisic acids.

*Рудиковский Александр Викторович
Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН
664033, Иркутск, ул. Лермонтова, 132
кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник
тел. (3952)42-58-92, факс (3952) 51-07-54
E-mail: prod@sifibr.irk.ru*

*Rudikovskiy Alexandr Viktorovich
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS
132 Lermontov St., Irkutsk, 664033
Ph.D. in Biology, senior research scientist
phone: (3952)42-58-92, fax: (3952)51-07-54
E-mail: prod@sifibr.irk.ru*

*Столбикова Александра Вячеславовна
Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН
664033, Иркутск, ул. Лермонтова, 132
ведущий инженер
тел. (3952)42-58-92, факс (3952) 51-07-54
E-mail: youtryagain@yandex.ru*

*Stolbikova Alexandra Vyacheslavovna
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS
132 Lermontov St., Irkutsk, 664033
leading engineer
phone: (3952)42-58-92, fax: (3952)51-07-54
E-mail: youtryagain@yandex.ru*

*Дударева Любовь Виссарионовна
Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН
664033, Иркутск, ул. Лермонтова, 132
кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник
тел. (3952)42-58-92, факс (3952) 51-07-54
E-mail: laser@sifibr.irk.ru*

*Dudareva Lubov Vissarionovna
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS
132 Lermontov St., Irkutsk, 664033
Ph.D. in Biology, senior research scientist
phone: (3952)42-58-92, fax: (3952)51-07-54
E-mail: laser@sifibr.irk.ru*

*Рудиковская Елена Георгиевна
Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН
664033, Иркутск, ул. Лермонтова, 132
кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник
тел. (3952)42-58-92, факс (3952) 51-07-54
E-mail: laser@sifibr.irk.ru*

*Rudikovskaya Elena Georgievna
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS
132 Lermontov St., Irkutsk, 664033
Ph.D. in Biology, senior research scientist
phone: (3952)42-58-92, fax: (3952)51-07-54
E-mail: laser@sifibr.irk.ru*

*Побежимова Тамара Павловна.
Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН
664033, Иркутск, ул. Лермонтова, 132
доктор биологических наук,
главный научный сотрудник
тел. (3952)42-58-92, факс (3952) 51-07-54
E-mail: pobezhimova@sifibr.irk.ru*

*Pobezhimova Tamara Pavlovna
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS
132 Lermontov St., Irkutsk, 664033
D.Sc. of Biology, major research scientist
phone: (3952)42-58-92, fax: (3952)51-07-54
E-mail: pobezhimova@sifibr.irk.ru*