



Особенности состава и содержания ауксинов в тканях яблони сибирской *Malus baccata* L. Borkh.

Александра Вячеславовна Столбикова, Любовь Виссарионовна Дударева,
Александр Викторович Рудиковский, Злата Олеговна Ставицкая,
Татьяна Васильевна Копытина, Елена Георгиевна Рудиковская

Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН,
г. Иркутск, Российская Федерация

Автор, ответственный за переписку: Рудиковская Елена Георгиевна, rudal69@mail.ru

Аннотация. Как известно, самое высокое содержание ауксинов обнаруживается в областях активного деления клеток: в молодых листьях, апикальных меристемах, в камбии, в эмбрионах и эндосперме, а также в развивающихся плодах, что определяет среди прочего габитус растений и размер плодов. В агрокультуре и биотехнологии ауксины (индол-3-масляная (ИМК) и индол-3-уксусная кислоты (ИУК) используются для стимуляции образования боковых корней, в том числе подвоев яблони. Несмотря на важнейшую роль эндогенной ИМК в укоренении, ее наличие в тканях яблони до сих пор не было подтверждено, хотя ее содержание *in planta* показано для многих других растений. Поэтому целью представляемой работы был сравнительный анализ состава и содержания ауксинов в 2-х типах тканей яблони сибирской карликовой и высокорослой форм, а также выявление наличия в них ИМК. В качестве объекта исследования использовали ткани завязи и коры яблони сибирской (*Malus baccata* L. Borkh.) 2-х форм (карликовой и высокорослой), произрастающих на экспериментальном участке Сибирского института физиологии и биохимии растений СО РАН. Образцы коры отбирали с побегов 1-го года на стадии интенсивного сокодвижения. Образцы завязи собирали в июле на стадии активного роста. Очистку ауксинов проводили методом твердофазной экстракции, анализировали методом ГХ-МС. Результаты проведенных исследований показали, что помимо ИУК-3, в быстрорастущих тканях яблони сибирской как в камбиальном слое однолетнего прироста во время интенсивного сокодвижения, так и в завязавшихся плодах на стадии активного роста содержались следующие ауксины: ИМК, индол-1-уксусная кислота, индол-3-карбоновая кислота, индол-3-пропионовая кислота. Как и в ряде других растений, содержание этих ауксинов было существенно ниже уровня эндогенной ИУК.

Ключевые слова: ауксины, индол-3-масляная кислота, *Malus baccata* L. Borkh.

Для цитирования: Столбикова А. В., Дударева Л. В., Рудиковский А. В., Ставицкая З. О., Копытина Т. В., Рудиковская Е. Г. Особенности состава и содержания ауксинов в тканях яблони сибирской *Malus baccata* L. Borkh. // Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология. 2022. Т. 12. N 4. С. 620–626. <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2022-12-4-620-626>.

BRIEF COMMUNICATION

Characteristics of composition and content of auxins in tissues of Siberian apple tree *Malus baccata* L. Borkh.

Alexandra V. Stolbikova, Lubov V. Dudareva, Alexandr V. Rudikovskii,
Zlata O. Stavitskaya, Tatiana V. Kopytina, Elena G. Rudikovskaya

Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS, Irkutsk, Russian Federation

Corresponding author: Elena G. Rudikovskaya, rudal69@mail.ru

Abstract. It is known that the highest content of auxins is found primarily in the areas of active mitosis, including young leaves, apical meristems, cambium, embryos and endosperm, as well as developing fruits, which determines, among other things, plant habitus and fruit size. In agriculture and biotechnology, auxins (indole-3-butyric acid (IBA) and indole-3-acetic acid (IAA) are used to stimulate lateral development, including in apple tree rootstocks. Despite the crucial role of endogenous IBA in rooting, its presence in apple tree tissues remains unconfirmed, although its content in *planta* was shown for many other plants. Therefore, in this work, the composition and content of auxins in 2 tissue types of Siberian apple tree of

low- and high-growing forms, along with the presence of IBA in them, was compared. Tissues of ovary and bark of Siberian apple tree (*Malus baccata* L. Borkh.) of 2 forms (low and tall) growing on an experimental plot of Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS were used in the study. Bark samples were collected from the 1st year shoots at the stage of intensive sap flow. The ovary samples were collected in July at the stage of active growth. Auxins purified by solid-phase extraction were analysed by GC-MS. In addition to IAA-3, the following auxins were found in fast-growing tissues of the Siberian apple tree both in the cambium layer of annual gain during intensive sap flow and set fruit during the active growth stage: IBA, indole-1-acetic acid, indole-3-carboxylic acid and indole-3-propionic acid. Similar to other plants, the content of these auxins was significantly lower than that of endogenous IAA.

Keywords: auxins, indole-3- butyric acid, *Malus baccata* L. Borkh.

For citation: Stolbikova A. V., Dudareva L. V., Rudikovskii A. V., Stavitskaya Z. O., Kopytina T. V., Rudikovskaya E. G. Characteristics of composition and content of auxins in tissues of Siberian apple tree *Malus baccata* L. Borkh. *Izvestiya Vuzov. Prikladnaya Khimiya i Biotekhnologiya = Proceedings of Universities. Applied Chemistry and Biotechnology*. 2022;12(4):620-626. (In Russian). <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2022-12-4-620-626>.

ВВЕДЕНИЕ

Как известно, ауксины – один из пяти основных видов фитогормонов. Они являются производными индола и обычно синтезируются из аминокислоты триптофана. Будучи неотъемлемым компонентом всех растительных тканей, ауксины контролируют ростовые процессы, рост клеток растяжением, развитие сосудов, инициацию листьев и цветков, рост корней и формирование придаточных (боковых) корней [1, 2]. Самое высокое содержание ауксинов обнаруживается в областях активного деления клеток: в молодых листьях, апикальных меристемах, в камбии, в эмбрионах и эндосперме, а также в развивающихся плодах, что определяет среди прочего габитус растений и размер плодов [2–5]. Индол-3-уксусная кислота (ИУК) является самым распространенным природным ауксином. Помимо породных стимуляторов, в настоящее время синтезирован ряд искусственных стимуляторов роста, например, нафтилуксусная кислота. В агрокультуре и биотехнологии ауксины служат индуктором укоренения, в том числе для стимуляции образования боковых корней [1, 2, 6, 7].

Яблоня – одно из растений, укоренение которого является сложной задачей. Поэтому добавление различных комбинаций ауксинов в почву и почвенные субстраты активно используется для корнеобразования при вегетативном размножении яблочных подвоев [1, 6]. В качестве первого подобного стимулятора была использована ИУК [8]. Тогда же было обнаружено, что синтетический ауксин – индол-3-масляная кислота (ИМК) – тоже способствовал укоренению, а в некоторых случаях был более эффективным, чем ИУК [9]. С этого момента ИМК активно использовалась для успешного клонирования растений. Были разработаны оптимальные условия укоренения с помощью ИМК для многих видов растений [7, 10]. Более высокая эффективность ИМК в отношении формирования придаточных корней по сравнению с ИУК объяснялась ее большей стабильностью как в растворе, так и *in vivo* [11]. К настоящему времени показано, что стимулирующее действие ИМК частично осуществляется через ее влияние на содержание ИУК: это непосредственный биосинтез ИУК из ИМК [12]; обнаруженное увеличение эндогенного содержания

ИУК после обработки экзогенной ИМК [13, 14] и т. д. Различия в способности к корнеобразованию у разных растений также объясняли различиями в метаболизме ауксинов [13, 15]. Например, у трудно укореняющихся сортов *Prunus avium* происходила конъюгация ИМК с аминокислотами и глюкозой, а гидролиз этих конъюгатов был затруднен в сравнении с сортами, легко образующими боковые корни [15].

Основные пути биосинтеза ИУК у растений, в том числе у яблони, довольно хорошо изучены [3, 4]. По эндогенному содержанию прекурсоров прослежен основной путь биосинтеза ауксинов, начиная с триптофана [16]. Показана ключевая роль в этом процессе флавин-зависимых монооксигеназ YUC [17]. Но, несмотря на важнейшую роль эндогенной ИМК в укоренении, наличие этого ауксина в тканях яблони до сих пор не было подтверждено, хотя ее содержание *in planta* показано для многих других растений.

Поэтому целью представляемой работы был сравнительный анализ состава и содержания ауксинов в 2-х типах тканей яблони сибирской карликовой и высокорослой форм и выявление наличия в них ИМК.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

В качестве объекта исследования использовали ткани завязи и коры яблони сибирской (*Malus baccata* L. Borkh.) 2-х форм (карликовой и высокорослой) [18], произрастающих на экспериментальном участке Сибирского института физиологии и биохимии растений СО РАН (52°16' с. ш., 104°17' в. д.). Образцы коры отбирали с побегов 1-го года на стадии интенсивного сокодвижения. Отделяли камбиальный (зеленый) слой с флоэмной частью без первичной коры и древесины. Образцы завязи собирали в июле на стадии активного роста. Весь собранный материал фиксировали жидким азотом и хранили до анализа при температуре минус 70 °С.

Экстракция фитогормонов. Растительный материал (1 г) гомогенизировали в жидком азоте. В качестве внутреннего стандарта использовали 4-метоксibenзойную кислоту (Fluka, США). Экстракцию фитогормонов [19] проводили 80%-м метанолом (в качестве антиоксиданта использовали диэтилтиокарбонат натрия) в течение

10 мин в ультразвуковой бане при температуре 4 °С. Центрифугировали (центрифуга Allegra 64R, Beckman Coulter, США) 20 мин при 20000 g и температуре 4 °С. Супернатант подкисляли муравьиной кислотой (до концентрации 0,5 %). Далее очищали образец от пигментов с использованием картриджей для твердофазной экстракции Ser-Pak C₁₈ (Waters Associates, Ирландия). Метанол выпаривали на ротаторном испарителе при 30 °С, затем объем 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 %-м NH₄OH и 100 %-м метанолом. Пробу смывали 2 %-й муравьиной кислотой в метаноле, выпаривали на ротаторном испарителе досуха и получали триметилсилильные производные, нагревая 30 мин при температуре 70 °С с N, O-бис (триметилсилил) трифторацетамид (BSTFA, Sigma, США). В качестве стандартных образцов использованы 4-метоксибензойная кислота (внутренний стандарт); индол-1-уксусная кислота (ИУК-1); индол-3-уксусная кислота (ИУК-3); индол-3-карбоновая кислота (ИКК); индол-3-пропионовая кислота (ИПК); индол-3-масляная кислота (ИМК) (Sigma, США).

Хромато-масс-спектрометрия. Анализ подготовленных образцов проводили методом газожидкостной хроматографии с использованием хромато-масс-спектрометра 5973N/6890N MSD/DS (Agilent Technologies, США). Объем вводимой пробы составил 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 %-й фенил-метилполисилоксан, 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 4-метоксибензойной кислоты и TMS-производных: 4-метоксибензойная кислота (внутренний стандарт) – 267, 223, 193, 282, 268; ИУК-1 – 130, 248, 232, 247; ИУК-3 – 202, 319, 129, 304, 203; ИКК – 246, 305, 290, 216; ИПК – 202, 333, 203, 215; ИМК – 202, 347, 215, 130, 203. Для идентификации фитогормонов использовали сравнение времени их удерживания со временем удерживания стандартов, а также библиотеки масс-спектров NIST05 и WILEY7.

Обработку полученных результатов проводили с помощью однофакторного дисперсионного анализа One Way ANOVA в программе SigmaPlot 12.5. Результаты представлены в виде boxplot-диаграммы с медианными значениями концентрации фитогормона (нг/г сухой массы), с 25 и 75 %-ми квартилями, max и min значениями параметра. Достоверность различий сравниваемых значений оценивали с помощью метода Стьюдента–Ньюмана–Кейлса (P<0,05).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты проведенных исследований показали, что, помимо ИУК-3, в тканях яблони сибирской содержались следующие ауксины: индол-3-масляная кислота, индол-1-уксусная кислота, индол-3-карбоновая кислота, индол-3-пропионовая кислота.

Как видно из рис. 1, ауксином в коре обеих форм яблони являлась ИУК-3, содержание кото-

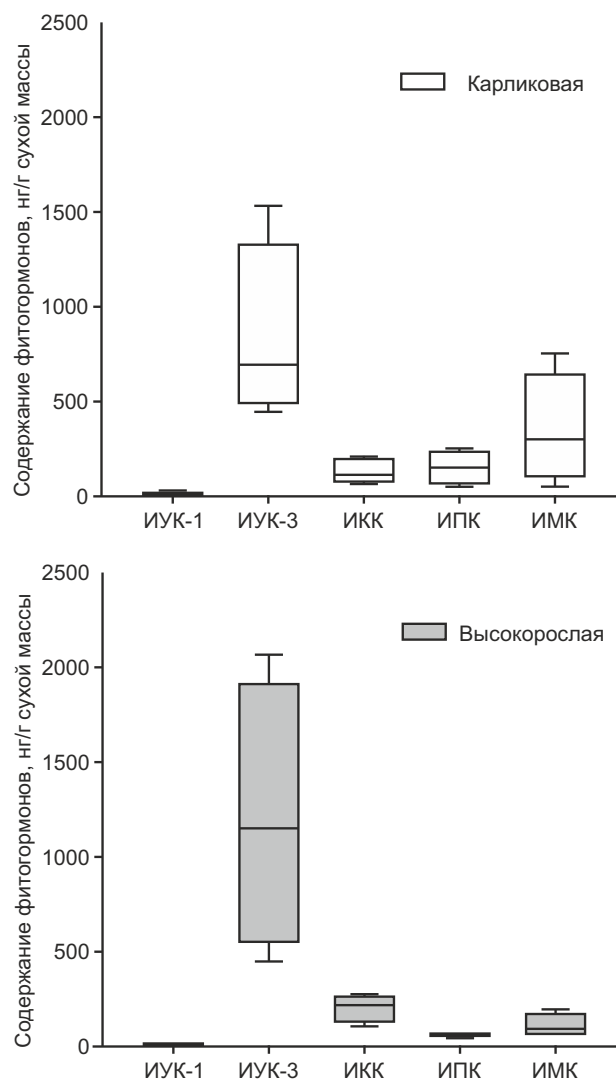


Рис. 1. Содержание (нг/г сухой массы) эндогенных ауксинов в коре карликовой и высокорослой *Malus baccata* L. Borkh.

(ИУК-1 – индол-1-уксусная кислота, ИУК-3 – индол-3-уксусная кислота, ИКК – индол-3-карбоновая кислота, ИПК – индол-3-пропионовая кислота, ИМК – индол-3-бутановая (масляная) кислота; n=4)

Fig. 1. Content (ng/g of dry mass) of endogenous auxins in the bark of dwarf and tall *Malus baccata* L. Borkh.

(ИУК-1 – indole-1-acetic acid, ИУК-3 – indole-3-acetic acid, ИКК – indole-3-carboxylic acid, ИПК – indole-3-propionic acid, ИМК – indole-3-butyric (butyric) acid; n=4)

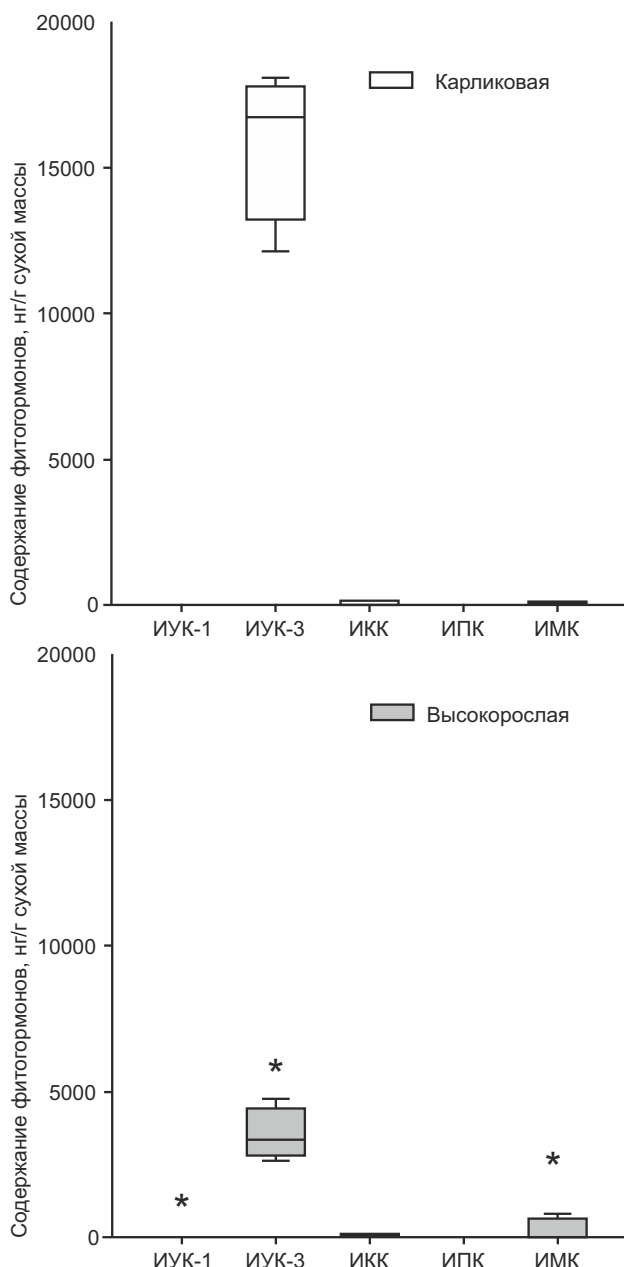


Рис. 2. Содержание (нг/г сухой массы) эндогенных ауксинов в завязи карликовой и высокорослой *Malus baccata* L. Borkh. (ИУК-1 – индол-1-уксусная кислота, ИУК-3 – индол-3-уксусная кислота, ИКК – индол-3-карбоновая кислота, ИПК – индол-3-пропионовая кислота, ИМК – индол-3-бутановая (масляная) кислота.
 * – достоверность различий сравниваемых значений рассчитана с помощью метода Стьюдента–Ньюмана–Кейлса, $P < 0,05$, $n = 4$)

Fig. 2. Content (ng/g of dry mass) of endogenous auxins in the ovary of dwarf and tall *Malus baccata* L. Borkh. (ИУК-1 – indole-1-acetic acid, ИУК-3 – indole-3-acetic acid, ИКК – indole-3-carboxylic acid, ИПК – indole-3-propionic acid, ИМК – indole-3-butyric acid.
 * – reliability of differences between compared values is calculated using the Student–Newman–Keuls method, $P < 0,05$, $n = 4$)

рой у высокорослой яблони составляло 695,9 нг/г сухой массы (медианное значение), а у карликовой яблони – 1147,4 нг/г сухой массы (медианное значение). ИУК-1 в тканях коры обеих форм яблони было около 23 нг/г сухой массы. Содержание ИКК, ИПК в коре карликовой яблони составляло 215,0 и 55,9 нг/г соответственно, в коре высокорослой яблони – 112,8 и 156,9 нг/г сухой массы (медианное значение) соответственно. Особый интерес представляет факт обнаружения в тканях коры обеих форм ИМК, причем в коре карликовой формы этого ауксина было заметно меньше, чем в коре высокорослой: 86,9 и 301,2 нг/г сухой массы (медианное значение) соответственно. Как уже указывалось выше, ранее у растений рода *Malus* не было показано наличие этого соединения.

В результате анализа количественного и качественного состава ауксинов в тканях завязи 2-х форм яблони сибирской (рис. 2) было установлено, что, как и в тканях коры этих 2-х форм, основным ауксином является ИУК. Его содержание в этих органах значительно отличалось: в высокорослой оно составляло 16719,0 нг/г сухой массы (медианное значение), а в карликовой – 3357,0 нг/г сухой массы (медианное значение). ИМК в этих тканях также была обнаружена, и ее содержание составляло 52,1 нг/г сухой массы (медианное значение) в высокорослых и 73,1 нг/г сухой массы (медианное значение) у карликов, что сравнимо с соответствующим показателем для камбиальных слоев коры соответствующих генотипов. Известно, что в развивающихся семенах происходит активный синтез ауксинов [5]. Поэтому возможно, что сравнительно низкое содержание ауксинов в плодах карликовой формы яблони сибирской связано с меньшим количеством семян, характерным для карликового статуса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенными исследованиями впервые обнаружено присутствие ИМК в быстрорастущих тканях яблони сибирской как в камбиальном слое однолетнего прироста во время интенсивного сокодвижения, так и в завязавшихся плодах на стадии активного роста. Как и в ряде других растений, ее содержание было существенно ниже уровня эндогенной ИУК [5]. Интересно отметить, что в немногочисленных работах, посвященных способам укоренения яблони сибирской, показано, что индукция образования боковых корней в черенках возможна и без добавления ИМК. Например, в работе [20] была использована нафтилуксусная кислота. В исследовании [22] применяли ИМК, но ее концентрация была на порядок меньше, чем обычно используют для укоренения яблони домашней [6]. Можно предположить, что меньшая чувствительность образования боковых корней к добавлению экзогенной ИМК у черенков яблони сибирской объясняется наличием эндогенной ИМК в ее тканях.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Pop T. I., Pamfil D. C., Bellini C. Auxin control in the formation of adventitious roots // *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*. 2011. Vol. 39, no. 1. P. 307–316. <https://doi.org/10.15835/nbha3916101> 2011.
2. Новикова Г. В., Носов А. В., Степанченко Н. С., Фоменков А. А., Мамаева А. С., Мошков И. Е. Проллиферация клеток растений и ее регуляторы // *Физиология растений*. 2013. Т. 60. N 4. С. 529–536. <https://doi.org/10.7868/S0015330313040118>.
3. Song C., Zhang D., Zhang J., Zheng L., Zhao C., Ma J., et al. Expression analysis of key auxin synthesis, transport, and metabolism genes in different young dwarfing apple trees // *Acta Physiologiae Plantarum*. 2016. Vol. 38. <http://doi.org/10.1007/s11738-016-2065-2>.
4. Bu H., Yu W., Yuan H., Yue P., Wei Y., Wang A. Endogenous auxin content contributes to larger size of apple fruit // *Frontiers in Plant Science*. 2020. Vol. 11. P. 592540. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.592540>.
5. Su Y., He H., Wang P., Ma Z., Mao J., Chen B. Genome-wide characterization and expression analyses of the auxin/indole-3-acetic acid (Aux/IAA) gene family in apple (*Malus domestica*) // *Gene*. 2021. Vol. 768. P. 145302. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2020.145302>.
6. Singh K. K., Chauhan J. S., Kumar P., Rawat J. M. S., Suwalk R. L. Effect of auxins, rooting media and vegetative propagation methods of apple (*Malus* spp.) // *European Journal of Biotechnology and Bioscience*. 2019. Vol. 7, no. 2. P. 82–88.
7. Bai T., Dong Z., Xianbo Z. X., Song S., Jiao J., Wang M., et al. Auxin and its interaction with ethylene control adventitious root formation and development in apple rootstock // *Frontiers Plant Science*. 2020. Vol. 11. P. 574881. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.574881>.
8. Cooper W. C. Hormones in relation to root formation on stem cuttings // *Plant Physiology*. 1935. Vol. 10. P. 789–794. <https://doi.org/10.1104/pp.10.4.789>.
9. Zimmerman P. W., Wilcoxon F. Several chemical growth substances which cause initiation of roots and other responses in plants // *Contributions from Boyce Thompson Institute*. 1935. Vol. 7. P. 209–229.
10. Mao J.-P., Zhang D., Zhang X., Li K., Liu Z., Meng Y., et al. Effect of exogenous indole-3-butyric acid (IBA) application on the morphology, hormone status, and gene expression of developing lateral roots in *Malus hupehensis* // *Scientia Horticulturae*. 2018. Vol. 232. P. 112–120. <https://doi.org/10.1016/J.SCIEN-TA.2017.12.013>.
11. Harbage J., Stimart D. P. Effect of pH and 1H-indole-3-butyric acid (IBA) on rooting of apple microcuttings // *American Society for Horticultural Science*. 1996. Vol. 121, no. 6. P. 1049–1053. <https://doi.org/10.21273/JASHS.121.6.1049>.
12. De Rubel B., Audenaert D., Xuan W., Overvoorde P., Strader L. C., Kepinski S., et al. A role for the root cap in root branching revealed by the non-auxin probe naxillin // *Nature Chemical Biology*. 2012. Vol. 8, no. 9. P. 798–805. <http://doi.org/10.1038/nchembio.1044>.
13. Blazkova A., Sotta B., Tranvan H., Maldiney R., Bonnet M., Einhorn J., et al. Auxin metabolism and rooting in young and mature clones of *Sequoia sempervirens* // *Physiologia Plantarum*. 2006. Vol. 99. P. 73–80. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1997.tb03433.x>.
14. Li K., Liang Y., Xing L., Mao J., Liu Z., Dong F., et al. Transcriptome analysis reveals multiple hormones, wounding and sugar signaling pathways mediate adventitious root formation in apple rootstock // *International Journal of Molecular Sciences*. 2018. Vol. 19, no. 8. P. 2201. <https://doi.org/10.3390/ijms19082201>.
15. Epstein E., Ludwig-Müller J. Indole-3-butyric acid in plants: occurrence, synthesis, metabolism and transport // *Physiologia Plantarum*. 1993. Vol. 88. P. 382–389. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1993.tb05513.x>.
16. Zhao Y. Auxin biosynthesis // *The Arabidopsis Book*. 2014. Vol. 2014, no. 12. <https://doi.org/10.1199/tab.0173>.
17. Song C., Zhang D., Zheng L., Shen Y., Zuo X., Mao J., et al. Genome-wide identification and expression profiling of the YUCCA gene family in *Malus domestica* // *Scientific Reports*. 2020. Vol. 10. P. 10866. <http://doi.org/10.1038/s41598-020-66483-y>.
18. Рудиковский А. В., Рудиковская Е. Г., Дударева Л. В., Кузнецова Е. В. Уникальные и редкие формы яблони сибирской Селенгинского района Бурятии // *Сибирский экологический журнал*. 2008. Т. 15. N 2. С. 327–333.
19. Rudikovskii A. V., Stolbikova A. V., Rudikovskaya E. G., Dudareva L. V. Role of phytohormones in the formation of dwarf and tall Siberian crabapple (*Malus baccata* L. Borkh.) // *Zemdirbyste-Agriculture*. 2019. Vol. 106, no. 2. P. 167–172. <http://dx.doi.org/10.13080/z-a.2019.106.022>.
20. Damodaran S., Strader L. C. Indole 3-butyric acid metabolism and transport in *Arabidopsis thaliana* // *Frontiers in Plant Science*. 2019. Vol. 10. P. 851. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00851> 2019.
21. Sun C. Y., Wang Y., Xu X. F., Sun Y., Zhu L. H., Han Z. H. Regeneration from leaf segments of in vitro-grown shoots of *Malus baccata* // *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*. 2008. Vol. 36, no. 4. P. 233–238. <https://doi.org/10.1080/01140670809510239>.
22. Михайлова Т. И., Хабаров С. Н. Способы получения корнесобственного посадочного материала яблони для создания устойчивых насаждений // *Сибирский вестник сельскохозяйственной науки*. 2006. N 2. С. 63–69.

REFERENCES

1. Pop T. I., Pamfil D. C., Bellini C. Auxin control in the formation of adventitious roots. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*. 2011;39(1):307–316. <https://doi.org/10.15835/nbha3916101> 2011.
2. Novikova G. V., Nosov A. V., Stepanchenko N. S., Fomenkov A. A., Mamaeva A. S., Moshkov I. E. Plant cell proliferation and its regulators. *Fiziologiya rastenii = Russian Journal of Plant Physiology*. 2013;60(4):529–536. (In Russian). <https://doi.org/10.7868/S0015330313040118>.
3. Song C., Zhang D., Zhang J., Zheng L., Zhao C., Ma J., et al. Expression analysis of key auxin syn-

thesis, transport, and metabolism genes in different young dwarfing apple trees. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2016;38. <http://doi.org/10.1007/s11738-016-2065-2>.

4. Bu H., Yu W., Yuan H., Yue P., Wei Y., Wang A. Endogenous auxin content contributes to larger size of apple fruit. *Frontiers in Plant Science*. 2020;11:592540. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.592540>.

5. Su Y., He H., Wang P., Ma Z., Mao J., Chen B. Genome-wide characterization and expression analyses of the auxin/indole-3-acetic acid (Aux/IAA) gene family in apple (*Malus domestica*). *Gene*. 2021;768:145302. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2020.145302>.

6. Singh K. K., Chauhan J. S., Kumar P., Rawat J. M. S., Suwalk R. L. Effect of auxins, rooting media and vegetative propagation methods of apple (*Malus* spp.). *European Journal of Biotechnology and Bioscience*. 2019;7(2):82-88.

7. Bai T., Dong Z., Xianbo Z. X., Song S., Jiao J., Wang M., et al. Auxin and its interaction with ethylene control adventitious root formation and development in apple rootstock. *Frontiers Plant Science*. 2020;11:574881. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.574881>.

8. Cooper W. C. Hormones in relation to root formation on stem cuttings. *Plant Physiology*. 1935;10:789-794. <https://doi.org/10.1104/pp.10.4.789>.

9. Zimmerman P. W., Wilcoxon F. Several chemical growth substances which cause initiation of roots and other responses in plants. *Contributions from Boyce Thompson Institute*. 1935;7:209-229.

10. Mao J.-P., Zhang D., Zhang X., Li K., Liu Z., Meng Y., et al. Effect of exogenous indole-3-butyric acid (IBA) application on the morphology, hormone status, and gene expression of developing lateral roots in *Malus hupehensis*. *Scientia Horticulturae*. 2018;232:112-120. <https://doi.org/10.1016/J.SCIEN-TA.2017.12.013>.

11. Harbage J., Stimart D. P. Effect of pH and 1H-indole-3-butyric acid (IBA) on rooting of apple microcuttings. *American Society for Horticultural Science*. 1996;121(6):1049-1053. <https://doi.org/10.21273/JASHS.121.6.1049>.

12. De Rubel B., Audenaert D., Xuan W., Overvoorde P., Strader L. C., Kepinski S., et al. A role for the root cap in root branching revealed by the non-auxin probe naxillin. *Nature Chemical Biology*. 2012;8(9):798-805. <http://doi.org/10.1038/nchembio.1044>.

13. Blazkova A., Sotta B., Tranvan H., Maldiney R., Bonnet M., Einhorn J., et al. Auxin metabolism and rooting in young and mature clones of *Sequoia sempervirens*. *Physiologia Plantarum*. 2006;99:73-80. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1997.tb03433.x>.

14. Li K., Liang Y., Xing L., Mao J., Liu Z., Dong F., et al. Transcriptome analysis reveals multiple hormones, wounding and sugar signaling pathways mediate adventitious root formation in apple rootstock. *International Journal of Molecular Sciences*. 2018;19(8):2201. <https://doi.org/10.3390/ijms19082201>.

15. Epstein E., Ludwig-Müller J. Indole-3-butyric acid in plants: occurrence, synthesis, metabolism and transport. *Physiologia Plantarum*. 1993;88:382-389. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1993.tb05513.x>.

16. Zhao Y. Auxin biosynthesis. *The Arabidopsis Book*. 2014;2014(12). <https://doi.org/10.1199/tab.0173>.

17. Song C., Zhang D., Zheng L., Shen Y., Zuo X., Mao J., et al. Genome-wide identification and expression profiling of the YUCCA gene family in *Malus domestica*. *Scientific Reports*. 2020;10:10866. <http://doi.org/10.1038/s41598-020-66483-y>.

18. Rudikovskiy A. V., Rudikovskaya E. G., Dudareva L. V., Kisnetcova L. V. Unique and rare forms of siberian apple tree in the Selenginsky region of Buryatia. *Sibirskii ekologicheskii zhurnal = Contemporary Problems of Ecology*. 2008;15(2):327-333. (In Russian).

19. Rudikovskii A. V., Stolbikova A. V., Rudikovskaya E. G., Dudareva L. V. Role of phytohormones on the formation of dwarf and tall Siberian crabapple (*Malus baccata* L. Borkh.). *Zemdirbyste-Agriculture*. 2019;106(2):167-172. <http://dx.doi.org/10.13080/z-a.2019.106.022>.

20. Damodaran S., Strader L. C. Indole 3-butyric acid metabolism and transport in *Arabidopsis thaliana*. *Frontiers in Plant Science*. 2019;10:851. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00851> 2019.

21. Sun C. Y., Wang Y., Xu X. F., Sun Y., Zhu L. H., Han Z. H. Regeneration from leaf segments of in vitro-grown shoots of *Malus baccata*. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*. 2008;36(4):233-238. <https://doi.org/10.1080/01140670809510239>.

22. Mikhailova T. I., Khabarov S. N. Methods to obtain scion-rooted planting stock of apple-tree for creation of stable plantations. *Sibirskii vestnik sel'skokhozyaistvennoi nauki = Siberian Herald of Agricultural Science*. 2006;(2):63-69. (In Russian).

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

А. В. Столбикова,
ведущий инженер,
Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН,
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132,
Российская Федерация,
alecsandrit@rambler.ru
<https://orcid.org/0000-0003-4086-7701>

INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

Alexandra V. Stolbikova,
Leading Engineer,
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS,
132, Lermontov St., Irkutsk, 664033,
Russian Federation,
alecsandrit@rambler.ru
<https://orcid.org/0000-0003-4086-7701>

Л. В. Дударева,

к.б.н., заведующий лабораторией
физико-химических методов исследования,
Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН,
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132,
Российская Федерация,
laser@sifibr.irk.ru
<https://orcid.org/0000-0003-1185-7467>

А. В. Рудиковский,

к.б.н., ведущий научный сотрудник,
Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН,
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132,
Российская Федерация,
rudikovalex@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0001-8567-0318>

З. О. Ставицкая,

ведущий инженер,
Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН,
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132,
Российская Федерация,
stavitskaya.zlata@gmail.com
<https://orcid.org/0000-0001-6216-026X>

Т. В. Копытина,

к.б.н., старший научный сотрудник,
Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН,
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132,
Российская Федерация,
kopytina@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-3788-0895>

Е. Г. Рудиковская,

к.б.н., старший научный сотрудник,
Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН,
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132,
Российская Федерация,
rudal69@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0001-5709-2370>

Вклад авторов

Все авторы сделали эквивалентный вклад
в подготовку публикации.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта
интересов.

*Все авторы прочитали и одобрили
окончательный вариант рукописи.*

Информация о статье

Поступила в редакцию 18.04.2022.
Одобрена после рецензирования 16.06.2022.
Принята к публикации 30.11.2022.

Lubov V. Dudareva,

Cand. Sci. (Biology), Head of the Laboratory
of Physical and Chemical Research Methods,
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS,
132, Lermontov St., Irkutsk, 664033,
Russian Federation,
laser@sifibr.irk.ru
<https://orcid.org/0000-0003-1185-7467>

Alexandr V. Rudikovskii,

Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher,
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS,
132, Lermontov St., Irkutsk, 664033,
Russian Federation,
rudikovalex@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0001-8567-0318>

Zlata O. Stavitskaya,

Leading Engineer,
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS,
132, Lermontov St., Irkutsk, 664033,
Russian Federation,
stavitskaya.zlata@gmail.com
<https://orcid.org/0000-0001-6216-026X>

Tatiana V. Kopytina,

Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher,
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS,
132, Lermontov St., Irkutsk, 664033,
Russian Federation,
kopytina@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-3788-0895>

Elena G. Rudikovskaya,

Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher,
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS,
132, Lermontov St., Irkutsk, 664033,
Russian Federation,
rudal69@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0001-5709-2370>

Contribution of the authors

The authors contributed equally to this article.

Conflict interests

The authors declare no conflict of interests regard-
ing the publication of this article.

*The final manuscript has been read and approved
by all the co-authors.*

Information about the article

The article was submitted 18.04.2022.
Approved after reviewing 16.06.2022.
Accepted for publication 30.11.2022.