

УДК 633.16:57.085.23:57.042

DOI: 10.31040/2222-8349-2026-0-1-56-61

**СОДЕРЖАНИЕ ЭНДОГЕННЫХ ГОРМОНОВ В ЗЕРНОВКАХ ПШЕНИЦЫ
В ДИНАМИКЕ РАЗВИТИЯ**

© Н.Н. Круглова, И.Р. Галин

В течение 1–35 сут после искусственного опыления через каждые 7 сут методом твердофазного иммуноферментного анализа проводили оценку количественного содержания в зерновках яровой мягкой пшеницы гибридной комбинации Л42938×Салават Юлаев основных гормонов морфогенеза (ауксин индол-3-уксусная кислота, суммарные цитокинины, абсцизин абсцизовая кислота). Учитывали фазы развития зерновки: формирование (1 и 7 сут после опыления), молочная спелость (14 сут после опыления), восковая спелость (21 сут после опыления), полная спелость (28 и 35 сут после опыления). Выявлено, что индол-3-уксусная кислота присутствовала на всех последовательных фазах развития зерновок при максимуме в фазе восковой спелости, суммарные цитокинины – на последовательных фазах, исключая полную спелость, при максимуме в фазе молочной спелости, абсцизовая кислота – на всех последовательных фазах при максимуме в фазе полной спелости. С привлечением гистологических данных обсуждается вопрос о взаимной связи содержания эндогенных гормонов в зерновках и структурным статусом находящихся в них зародышей на определенной стадии эмбриогенеза. Сделан вывод о том, что уровень эндогенных гормонов в зерновках может служить физиологическим показателем развития зародышей.

Ключевые слова: зерновка, ауксины, цитокинины, абсцизины, твердофазный иммуноферментный анализ, пшеница.

Формирование качественных зерновок злаков во многом определяется функционированием взаимодействующих эндогенных гормонов-координаторов. Главным образом это ключевые гормоны морфогенеза растений, к которым относят ауксины, стимулирующие рост клеток, цитокинины, влияющие на деления клеток, и абсцизины, тормозящие эти процессы [1].

В литературе широко представлены работы, посвященные изучению роли гормонов в развитии зерновок. Однако в этих работах приводятся результаты гормонального анализа главным образом зрелых зерновок при выходе их из состояния покоя ([2] и мн. др.). Исследования, посвященные выявлению количественного уровня гормонов на более ранних фазах развития зерновок злаков, сравнительно немногочисленны [3–5].

Зерновка злаков как единая система представлена тремя самым тесным образом взаимосвязанными элементами: зародыш, эндосперм и семенная оболочка. Основным элементом этой системы является зародыш, поскольку эндосперм и семенная оболочка служат питанию

и защите развивающегося и зрелого зародыша [6]. Можно полагать, что в основе формирования качественных зерновок лежит также и нормальное прохождение находящихся в них зародышей всех стадий эмбриогенеза – от зиготы до зрелой структуры. В то же время и развитие зародышей во многом определяется функционированием взаимодействующих в зерновках эндогенных гормонов-координаторов.

В связи с этим цель данной работы состояла в выявлении количественного содержания ключевых гормонов морфогенеза в зерновках яровой мягкой пшеницы в сопоставлении со стадией эмбриогенеза находящихся в них зародышей.

Материал и методы исследования. Материалом для исследований послужила яровая мягкая пшеница *Triticum aestivum* L. гибридной комбинации Л42938×Салават Юлаев, полученной в лаборатории селекции яровой пшеницы Башкирского НИИ СХ УФИЦ РАН. Выбор этого объекта обоснован ранее полученными нами детальными гистологическими данными

КРУГЛОВА Наталья Николаевна – д.б.н., Уфимский Институт биологии УФИЦ РАН,
e-mail: Kruglova@anrb.ru

ГАЛИН Ильшат Рафкатович – к.б.н., Уфимский Институт биологии УФИЦ РАН,
e-mail: ilshat.rafkatovitch@gmail.com

по выявлению структурного статуса зародышей на последовательных стадиях эмбриогенеза: зигота, начало органогенеза, активный органогенез, завершение органогенеза, зрелый зародыш, покоящийся зародыш [7].

Исследования проводили на опытных участках научного стационара УИБ УФИЦ РАН, расположенного в Уфимском районе Республики Башкортостан, в течение вегетационного сезона 2025 г. Во время фенологической фазы цветения проводили искусственное опыление собственных 10 цветков средней трети главного колоса, семязачатки которых находятся в одной стадии развития. Выборка составила 30 главных колосьев и 300 цветков.

В течение 1–35 сут после опыления (далее СПО) через каждые 7 сут со средней трети главного колоса отбирали зерновки, при этом по морфологическим признакам выделяли фазы их развития (по [6]): формирование (1 и 7 СПО), молочная спелость (14 СПО), восковая спелость (21 СПО), полная спелость (28 и 35 СПО).

В сырой массе зерновок каждого срока выявляли количественное содержание эндогенных гормонов: ауксина индоллил-3-уксусной кислоты (далее ИУК), суммарных цитокининов (далее ЦК), абсцизовой кислоты (далее АБК) методом твердофазного иммуноферментного анализа [8, 9]. Использовали тест-системы с наличием антител, специфичных к исследуемым гормонам (Фармхиминвест, г. Уфа). Навески объединяли так, чтобы общая масса зерновок каждого срока составила 5–6 г.

Каждый вариант опыта анализировали в 3–кратной биологической повторности. Статистическую обработку полученных результатов проводили с применением программы Microsoft Office Excel 2010. На рисунке представлены средние арифметические значения и ошибки средних. Достоверность различий определяли с помощью t-критерия Стьюдента.

Результаты и обсуждение. Полученные данные свидетельствуют об изменении количественного содержания изученных эндогенных гормонов (ИУК, ЦК и АБК) в формирующихся, развивающихся и зрелых зерновках пшеницы в течение 1–35 СПО во время выделенных фаз (рис.).

На 1 СПО в зерновках, находящихся в фазе формирования, выявлены следующие уровни гормонов: ИУК – 85.1 нг/г, ЦК – 65.2 нг/г, АБК – 2.9 нг/г (рис.). По гистологическим данным [7], содержащиеся в таких зерновках зародыши находятся в стадии зиготы. Прямых сведений о содержании гормонов в зерновках зла-

ков этой самой ранней фазы развития в доступной литературе нами не отмечено. Причина этого, по-видимому, в методических трудностях выявления уровня гормонов в таких крайне миниатюрных объектах. Высказано предположение, что сразу после двойного оплодотворения от материнских тканей зерновок кукурузы в область формирующегося зародыша или поступает сигнал, индуцирующий образование гормонов, или же гормоны синтезируются в материнских тканях и экспортируются к зародышу [4]. Мы также полагаем, что выявленные уровни гормонов в зерновках пшеницы на 1 СПО отражают поступление гормонов от окружающих тканей завязи.

На 7 СПО в зерновках, по-прежнему находящихся в фазе формирования, возрастает содержание ИУК (124.5 нг/г) (рис.) и ЦК (85.1 нг/г) (рис.), тогда как уровень АБК резко падает (1.0 нг/г) (рис.). Полученные результаты совпадают с результатами исследований гормонов в сухой массе зерновок пшеницы этого временного срока: на 7 СПО в них также выявлено увеличение содержания ауксинов и цитокининов [3]. Аналогичные данные получены и для зерновок кукурузы: уровень ИУК в них повышался с 5 до 10 СПО, при максимуме на 8 СПО [4]. По гистологическим данным [7], в содержащихся в таких зерновках зародышах (стадия начала органогенеза) происходят активные морфогенетические процессы, приводящие к формированию первого органа – щитка. С применением иммуногистохимического анализа выявлено, что в зародышах пшеницы ИУК локализовалась в клетках формирующегося в щитке прокамбиального тяжа [10]. Показано участие ЦК в образовании клеточных кластеров зародышей в формирующихся зерновках риса [11]. В целом, выявленное увеличение содержания ауксина ИУК и ЦК в зерновках пшеницы на 7 СПО объяснимо активной ролью этих гормонов, и особенно ауксинов, в регуляции раннего эмбриогенеза злаков (по [12]). В то же время уровень АБК в зерновках на 7 СПО резко падает в сравнении с предыдущим сроком, что согласуется с аналогичными данными по исследованию сухой массы зерновок пшеницы [3]. Снижение содержания АБК в данном случае можно объяснить тем, что этот гормон не оказывает существенного влияния на развитие зародышей на ранних стадиях. Так, в работе, посвященной исследованию влияния АБК на развитие зародышей ячменя сорта Steptoe и его АБК-дефицитного мутанта AZ-34, показано, что ранние зародыши нормально развивались и у мутанта [13].

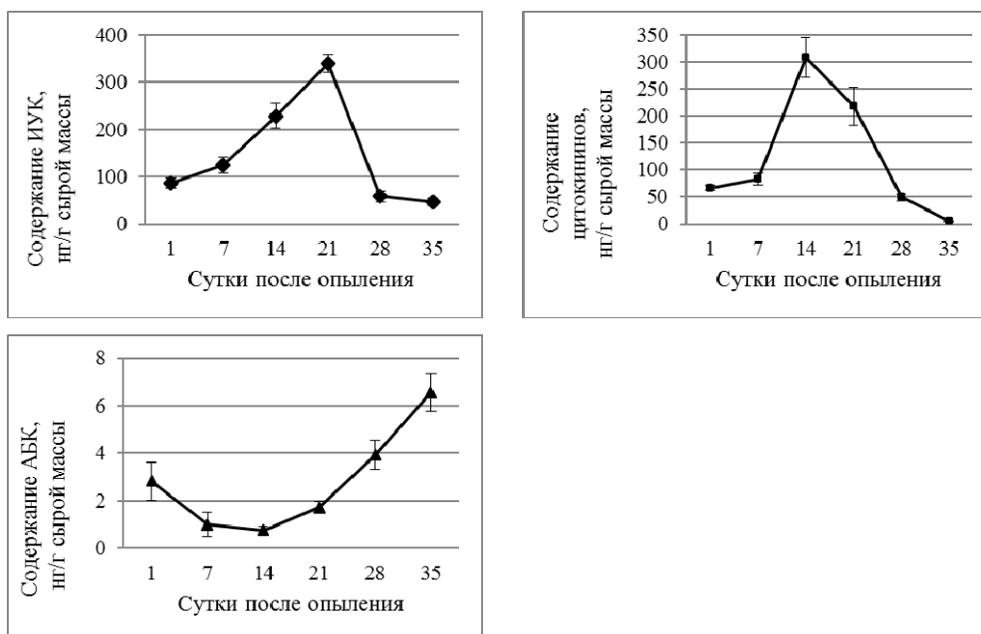


Рис. Содержание эндогенных гормонов (нг/г) в сырой массе зерновок яровой мягкой пшеницы гибридной комбинации Л42938×Салават Юлаев через 1–35 сут после опыления

На 14 СПО зерновки находятся в фазе молочной спелости. В них отмечается дальнейшее увеличение содержания ИУК (220.2 нг/г) и ЦК (300.1 нг/г) и дальнейшее уменьшение содержания АБК (0.8 нг/г) (рис.). Согласно гистологическим данным [7], в зародышах (стадия активного органогенеза) помимо щитка сформированы колеоптиль, эпибласт, колеориза, лигула; дифференцирован корневой чехлик; хорошо развиты апикальные меристемы побега и корня, а также прокамбиальный тяж щитка. Интенсивное иммуоокрашивание на ИУК отмечено в клетках щитка, апикальной меристемы побега и корня, в клетках колеоптиля зародыша пшеницы [10]. В зерновках в сравнении с предыдущей фазой развития отмечается почти двойное возрастание содержания ИУК. Выявлено и значительное, почти втрое, возрастание уровня ЦК, причем этот показатель максимален из всех выявленных значений. Полученные результаты совпадают с литературными данными: на 12 СПО в зерновках пшеницы (сухая масса) выявлено резкое увеличение содержания ИУК и ЦК [3] и максимальный из выявленных показателей содержания ЦК [14]. Повышение содержания этих гормонов объяснимо быстрым ростом и активным органогенезом содержащихся в них зародышей, что соответствует данным о роли ауксинов и цитокининов в эмбриогенезе злаков (по [12]).

В литературе обсуждается проблема автономности зародыша как особого структурно-функционального состояния, отражающего его

способность к саморегуляции, независимость от окружающих тканей и проявляющегося в способности завершить эмбриогенез вне материнского организма. По нашему мнению, зародыш пшеницы на 14 СПО следует отнести к автономным. Действительно, такой зародыш содержит все свойственные зародышам злаков органы [7], а зерновки характеризуются повышением содержания гормонов морфогенеза – ИУК и ЦК. По-видимому, выявленные уровни ИУК (220.2 нг/г) и ЦК (300.1 нг/г) необходимы и достаточны для автономного завершения эмбриогенеза растений изученного генотипа пшеницы. Эти результаты важны с позиции исследования функционального взаимовлияния не только гормонов в ходе эмбриогенеза, но и гормонов зародыша как нового спорофита и гормонов окружающих тканей материнского спорофита.

В зерновках пшеницы этого срока отмечено некоторое уменьшение содержания АБК в сравнении с предыдущим сроком. Такой результат совпадает со сведениями об уменьшении содержания АБК в сухой массе зерновок пшеницы этого временного срока [3] и подтверждается иммуногистохимическими исследованиями: в зародышах пшеницы на 15 СПО окрашивание на АБК наблюдалось только в клетках базальной части колеоризы и нижней части щитка [10]. Невысокий уровень АБК в данном случае по-прежнему можно объяснить незначительной ролью этого гормона в развитии ранних зерновок злаков (по [12]).

На 21 СПО в зерновках, находящихся в фазе восковой спелости, выявлено максимальное из полученных показателей содержание ИУК (340.9 нг/г). Содержание ЦК немного уменьшается (220.5 нг/г), тогда как уровень АБК возрастает вдвое (1.6 нг/г) (рис.). По гистологическим данным [7], в зародышах (стадия завершения органогенеза) четко выражены щиток, лигула и эпибласт, удлинена колеоптиль. В апикальной меристеме побега закладываются примордий первого листа и пазушная почка, в апикальной меристеме корня – корень с корневым чехликом и адвентивный зародышевый корень. Вокруг зародышевого корня формируется корневое влагалище – колеориза.

Сведения о максимальном содержании ауксина ИУК в зерновках этой фазы развития совпадают с литературными данными: максимальное содержание ИУК выявлено в таких зерновках ячменя [5] и сухих зерновках пшеницы [3]. Понижение активности ЦК в данном случае объяснимо тем, что все органы зародыша уже сформировались, а клеточные деления отмечаются только в апикальной меристеме побега в области заложившегося примордия первого листа [7]. Повышение уровня АБК в зерновках обусловлено началом подготовки зародышей к периоду покоя, и роль АБК в этом процессе хорошо известна (по [12]). Отметим, что иммуоокрашивание на АБК зародышей этой стадии выявило ее локализацию в клетках колеоризы; предположено, что накопление АБК в клетках колеоризы необходимо для синтеза в них активных форм кислорода, которые ингибируют раннее прорастание корней [10].

На 28 СПО зерновки находятся в фазе полной спелости. В них отмечается резкое снижение содержания ИУК (50.1 нг/г) и ЦК (50.0 нг/г), увеличение содержания АБК (3.9 нг/г) (рис.). В зародышах (стадия зрелости) хорошо развиты щиток с выростом-лигулой, колеоптиль, эпибласт, первый лист, листовая примордий второго листа и пазушная почка, колеориза, корень с корневым чехликом, корой, центральным цилиндром и перициклом, а также адвентивный корень; сформирована эпидерма [7].

Резкое снижение содержания ИУК и ЦК в зерновках этой фазы развития можно объяснить тем, что эти гормоны морфогенеза, в связи с прекращением морфогенетических процессов в зрелых зародышах, уже не играют главенствующую роль. Резкое снижение содержания ИУК и ЦК отмечено и в сухой массе зерновок пшеницы на 25 СПО [3]. В то же время активность ИУК и ЦК в зерновках не угасает полностью: установлено их участие в индукции покоя зародышей

пшеницы через экспрессию специфических сигнальных генов [15], выявлено иммуоокрашивание на ИУК клеток колеоптиля и колеоризы зрелых зародышей пшеницы [10] и кончиков корней зрелых зародышей ячменя [5]. В то же время содержание АБК в зерновках пшеницы в фазе полной спелости, содержащих зрелые зародыши, возрастает более чем вдвое в сравнении с предыдущим сроком. Аналогичный скачок уровня АБК отмечен и в зрелых зерновках ячменя, при этом локализация этого гормона выявлена преимущественно в колеоризе, колеоптиле и корнях зрелых зародышей [5]. Высокий уровень эндогенной АБК в таких зерновках объясняется важной ролью этого гормона в переходе семян к покою (по [12]). Так, зерновки риса этой фазы развития, в которых был ингибирован синтез АБК, не вступали в период покоя [2].

На 35 СПО зерновки по-прежнему находятся в фазе полной спелости. В них отмечаются отсутствие ЦК (0.0 нг/г), снижение содержания ИУК до минимального (49.8 нг/г) и возрастание содержания АБК до максимального (6.5 нг/г) (рис.). Полученные данные о содержании/отсутствии изученных гормонов в таких зерновках согласуются с данными гистологического анализа находящихся в них зародышей (стадия покоя) [7]. Все органы таких зародышей уже сформированы, поэтому понятно отсутствие в зерновках ЦК. Наличие некоторого (минимального) содержания ИУК можно объяснить небольшим общим ростом зародышей к 35 СПО. Так, роль этого ауксина в установлении размера зародыша кукурузы выявлена во время всего процесса развития зерновок, включая самые поздние фазы (по [12]). Отмеченный резкий, до максимального, скачок содержания АБК в таких зерновках соответствует данным об определяющей роли этого гормона в регулировании покоя и прорастания зерновок злаков (по [12]).

Заключение. В своем развитии зерновки пшеницы проходят ряд последовательных взаимосвязанных фаз, различающихся по морфофизиологическим процессам. Несмотря на условность выделения таких фаз, гормональные события во время каждой из них направлены на реализацию морфогенетического потенциала находящихся в зерновках зародышей и соотносятся с конкретной стадией эмбриогенеза. По нашему мнению, именно стадия эмбриогенеза определяет содержание эндогенных гормонов в зерновках. И наоборот: уровень эндогенных гормонов в зерновках является физиологическим показателем развития зародышей. В целом можно говорить о единых эмбриональных и физиологиче-

ских механизмах полноценного развития зерновок и содержащихся в них зародышей. В то же время на уровень гормонов в зерновках, безусловно, влияет содержание гормонов в эндосперме и семенной оболочке, тесно связанными с зародышем в единой системе зерновки. Однако этот вопрос требует отдельных исследований.

В ходе исследований использована приборная база ЦКП «Агидель» УФИЦ РАН.

Работа выполнена по теме № 123020800002-2 в рамках Государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ № 075-01134-23-00.

Литература

1. Kudoyarova G.R. Phytohormones: Important Participants in Plant Growth and Development // *Int. J. Mol. Sci.* 2024. V. 25:1380. DOI: 10.3390/ijms25031380
2. Park M., Shin S. Y., Moon H., Choi W., Shin C. Analysis of the global transcriptome and miRNAome associated with seed dormancy during seed maturation in rice (*Oryza sativa* L. cv. Nipponbare) // *BMC Plant Biol.* 2024. V. 24: 215. DOI: 10.1186/s12870-024-04928-6
3. Hess J.R., Carman J.G., Banowetz G.M. Hormones in wheat kernels during embryony // *Plant Physiol.* 2002. V. 159. Iss. 4. P. 379–386. DOI: 10.1078/0176-1617-00718
4. Ma C., Li B., Wang L., Xu M.-L., Lizhu E., Jin H., Wang Z., Ye J.-R. Characterization of phytohormone and transcriptome reprogramming profiles during maize early kernel development // *BMC Plant Biol.* 2019. V. 19. DOI: 10.1186/s12870-019-1808-9
5. Seldimirova O.A., Kudoyarova G.R., Katsuhara M., Galin I.R., Zaitsev D.Yu., Kruglova N.N., Veselov D.S., Veselov S.Yu. Dynamics of the contents and distribution of ABA, auxins and aquaporins in developing caryopses of an ABA-deficient barley mutant and its parental cultivar // *Seed Sci. Res.* 2019. V. 29. Iss. 4. P. 1–9. DOI: 10.1017/S0960258519000229
6. Батыгина Т.Б. Хлебное зерно: атлас. Л.: Наука. 1987. 281 с.
7. Круглова Н.Н., Сельдимирова О.А. Эмбриогенез *in vivo* засухоустойчивых регенерантов яровой мягкой пшеницы, полученных в эмбриокультуре *in vitro* // *Таврический вестник аграрной науки.* 2022. № 1(29). С. 65–78.
8. 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 Physiol.* 2008. V. 165. P. 1274–1279. DOI: 10.1016/j.jplph.2007.08.014
9. Kudoyarova G.R., Korobova A.V., Akhiyarova G.R., Arkhipova T.N., Zaitsev D.Yu., Prinsen E., Egutkin N.L., Medvedev S.S., Veselov S.Yu. Accumulation of cytokinins in roots and their export to the shoots of durum wheat plants treated with the protonophore carbonyl cyanide m-chlorophenylhydrazone (CCCP) // *J. Exp. Bot.* 2014. V. 65. P. 2287–2294. DOI: 10.1093/jxb/eru113
10. Сельдимирова О.А., Галин И.Р., Круглова Н.Н., Веселов Д.С. Распределение ИУК и АБК в развивающихся зародышах пшеницы *in vivo* // *Известия УНЦ РАН.* 2017. № 3(1). С. 114–118.
11. Wang C., Wang G., Gao Y., Lu G., Habben J.E., Mao G., Chen G., Wang J., Yang F., Zhao X., Zhang J., Mo H., Qu P., Liu J., Greene T.W. A cytokinin-activation enzyme-like gene improves grain yield under various field conditions in rice // *Plant Mol. Biol.* 2020. V. 102. № 4–5. P. 373–388. DOI: 10.1007/s11103-019-00952-5
12. Kruglova N.N., Seldimirova O.A., Zinatullina A.E. Structural features and hormonal regulation of the zygotic embryogenesis in cereals // *Biol. Bull. Rev.* 2020. V. 10. № 2. P. 115–126. DOI: 10.1134/S2079086420020048
13. Сельдимирова О.А., Галин И.Р., Кудоярова Г.Р., Круглова Н.Н., Веселов Д.С. Влияние АБК на созревание зародышей ячменя *in vivo*: результаты изучения дефицитного по АБК мутанта // *Экобиотех.* 2018. Т. 1. № 4. С. 177–185. DOI: 10.31163/2618-964X-2018-1-4-177-185
14. Nguyen H.N., Perry L., Kisiala A., Olechowski H., Emery R. Cytokinin activity during early kernel development corresponds positively with yield potential and later stage ABA accumulation in field-grown wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Planta.* 2020. V. 252:76. DOI: 10.1007/s00425-020-03483-2
15. Tuan P., Yamasaki Y., Kanno Y., Seo M., Ayele B. Transcriptomics of cytokinin and auxin metabolism and signaling genes during seed maturation in dormant and non-dormant wheat genotypes // *Sci. Rep.* 2019. V. 9. DOI: 10.1038/s41598-019-40657-9

References

1. Kudoyarova G.R. Phytohormones: Important Participants in Plant Growth and Development // *Int. J. Mol. Sci.*, 2024, vol. 25:1380. DOI: 10.3390/ijms25031380
2. Park M., Shin S. Y., Moon H., Choi W., Shin C. Analysis of the global transcriptome and miRNAome associated with seed dormancy during seed maturation in rice (*Oryza sativa* L. cv. Nipponbare) // *BMC Plant Biol.*, 2024, vol. 24:215. DOI: 10.1186/s12870-024-04928-6
3. Hess J.R., Carman J.G., Banowetz G.M. Hormones in wheat kernels during embryony // *Plant Physiol.*, 2002, vol. 159, iss. 4, pp. 379–386. DOI: 10.1078/0176-1617-00718
4. Ma C., Li B., Wang L., Xu M.-L., Lizhu E., Jin H., Wang Z., Ye J.-R. Characterization of phytohormone and transcriptome reprogramming profiles during maize early kernel development // *BMC Plant Biol.*, 2019, vol. 19. DOI: 10.1186/s12870-019-1808-9

5. Seldimirova O.A., Kudoyarova G.R., Katsuhara M., Galin I.R., Zaitsev D.Yu., Kruglova N.N., Veselov D.S., Veselov S.Yu. Dynamics of the contents and distribution of ABA, auxins and aquaporins in developing caryopses of an ABA-deficient barley mutant and its parental cultivar // *Seed Sci. Res.*, 2019, vol. 29, iss. 4, pp. 1–9. DOI: 10.1017/S0960258519000229
6. Batygina T.B. *Hleбноe zerno: atlas*. Leningrad: Nauka, 1987, 281 p.
7. Kruglova N.N., Seldimirova O.A. Embryogenesis in vivo of drought-resistant regenerants of spring soft wheat obtained by embryo culture in vitro // *Taurida Herald of the Agrarian Sciences*, 2022, no. 1(29), pp. 65–78. EDN: HEBDGL
8. 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 Physiol.*, 2008, vol. 165, pp. 1274–1279. DOI: 10.1016/j.jplph.2007.08.014
9. Kudoyarova G.R., Korobova A.V., Akhiyarova G.R., Arkhipova T.N., Zaytsev D.Yu., Prinsen E., Egutkin N.L., Medvedev S.S., Veselov S.Yu. Accumulation of cytokinins in roots and their export to the shoots of durum wheat plants treated with the protonophore carbonyl cyanide m-chlorophenylhydrazone (CCCP) // *J. Exp. Bot.*, 2014, vol. 65, pp. 2287–2294. DOI: 10.1093/jxb/eru113
10. Seldimirova O.A., Galin I.R., Kruglova N.N., Veselov D.S. *Raspredelenie IUK i ABK v razvivayushihsiya zarodyshah pshenicy in vivo* // *Proceedings of the RAS Ufa Scientific Centre*, 2017, no. 3(1), pp. 114–118,
11. Wang C., Wang G., Gao Y., Lu G., Habben J.E., Mao G., Chen G., Wang J., Yang F., Zhao X., Zhang J., Mo H., Qu P., Liu J., Greene T.W. A cytokinin-activation enzyme-like gene improves grain yield under various field conditions in rice // *Plant Mol. Biol.*, 2020, vol. 102, no. 4–5, pp. 373–388. DOI: 10.1007/s11103-019-00952-5
12. Kruglova N.N., Seldimirova O.A., Zinatullina A.E. Structural features and hormonal regulation of the zygotic embryogenesis in cereals // *Biol. Bull. Rev.*, 2020, vol. 10, no. 2, pp. 115–126. DOI: 10.1134/S2079086420020048
13. Seldimirova O.A., Galin I.R., Kudoyarova G.R., Kruglova N.N., Veselov D.S. *Vliyanie ABK na sozrevanie zarodyshei yachmenya in vivo: rezultaty izucheniya deficitnogo po ABK mutanta* // *Ekobiotech*, 2018, vol. 1, no. 4, pp. 177–185. DOI: 10.31163/2618-964X-2018-1-4-177-185
14. Nguyen H.N., Perry L., Kisiala A., Olechowski H., Emery R. Cytokinin activity during early kernel development corresponds positively with yield potential and later stage ABA accumulation in field-grown wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Planta*, 2020, vol. 252:76. DOI: 10.1007/s00425-020-03483-2
15. Tuan P., Yamasaki Y., Kanno Y., Seo M., Ayele B. Transcriptomics of cytokinin and auxin metabolism and signaling genes during seed maturation in dormant and non-dormant wheat genotypes // *Sci. Rep.*, 2019, vol. 9. DOI: 10.1038/s41598-019-40657-9

THE CONTENT OF ENDOGENOUS HORMONES IN WHEAT CARYOPSISES DURING DYNAMICS OF DEVELOPMENT

© N.N. Kruglova, I.R. Galin

Ufa Institute of Biology – Separate Structural Subdivision of the Federal State Budgetary Scientific Institution Ufa Federal Research Centre of the RAS,
69, prospect Oktyabrya, 450054, Ufa, Russian Federation

During 1–35 days after artificial pollination, the quantitative content of the main morphogenesis hormones (auxin indolyl-3-acetic acid, total cytokinins, and abscisic acid) in spring soft wheat caryopsises of hybrid combination L42938×Salavat Yulaev was evaluated every 7 days by the solid-phase enzyme immunoassay. The phases of caryopsis development were taken into account: formation (1 and 7 days after pollination), milk ripeness (14 days after pollination), wax ripeness (21 days after pollination), full ripeness (28 and 35 days after pollination). It was revealed that indolyl-3-acetic acid was present in all successive phases of caryopsis development with the maximum in the waxy ripeness phase, total cytokinins – in successive phases excluding full ripeness, with the maximum in the milk ripeness phase, abscisic acid – in all successive phases with the maximum in the full ripeness phase. Using histological data, the issue of the relationship between the content of endogenous hormones in caryopsises and the structural status of the embryos in them at the certain stage of embryogenesis is discussed. It is concluded that the level of endogenous hormones in caryopsises can serve as a physiological indicator of embryo development.

Keywords: caryopsis, auxins, cytokinins, abscisins, solid-phase enzyme immunoassay, wheat.