

СПОСОБ ПОЛУЧЕНИЯ ВОДНЫХ ЭКСТРАКТОВ ИЗ ЛИСТЬЕВ ИВЫ КОЗЬЕЙ С УЧЕТОМ СУТОЧНОЙ ДИНАМИКИ ИХ БИОЛОГИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ДЛЯ ПОВЫШЕНИЯ ВСХОЖЕСТИ СЕМЯН СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

© 2019 г. А. В. Егорова^а *, Н. П. Чернобровкина^а, Е. В. Робонен^а, М. И. Зайцева^б

^аИнститут леса Карельского научного центра Российской академии наук,
Федеральный исследовательский центр “Карельский научный центр РАН”, Петрозаводск, Россия

^бФедеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск, Россия

*e-mail: egorova.anast@mail.ru

Поступила в редакцию 29.05.2018 г.

После доработки 14.08.2018 г.

Принята к публикации 23.08.2018 г.

Разработан способ получения водных экстрактов из растущих листьев ивы козьей (*Salix caprea* L.) для повышения всхожести семян сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) [Патент № 2662999]. Показано, что действие экстрактов из листьев ивы связано с их биологической активностью, которая значительно изменяется в зависимости от времени отбора листьев в течение суток. Максимальное повышение гиббереллин-подобной и значительное снижение АБК-подобной активности, эквивалентных 3.4–3.6 мкМ ГК₃ и 0.15–0.30 мкМ АБК, отмечались в экстрактах из листьев ивы, отобранных в утреннее (8.00) и вечернее (20.00) время в условиях южной Карелии (60° с.ш.) в середине мая. Использование этих экстрактов оказывало наибольший эффект на прорастание семян сосны обыкновенной, семена второго класса по своим качественным характеристикам стали соответствовать первому (всхожесть более 80%). Внедрение разработанного способа в практику позволит получать эффективный природный препарат для повышения посевных качеств семян сосны обыкновенной из доступного, широко распространенного, возобновляемого растительного сырья.

Ключевые слова: *Salix caprea* – *Pinus sylvestris* – листья – экстракт – активность – гиббереллины – АБК – суточная динамика – семена – энергия прорастания – всхожесть

DOI: 10.1134/S0015330319040031

ВВЕДЕНИЕ

Для осуществления программы ежегодного воспроизводства лесов современными интенсивными способами с использованием стандартного посадочного материала требуются семена с высокими посевными качествами. Длительное хранение семян хвойных пород, обусловленное периодичностью обильного семеношения, приводит к процессам их естественного старения, при которых наблюдается накопление (преимущественно в зародыше) токсичных метаболитов в результате процессов дыхания и брожения, а также отмечается денатурация макромолекул нуклеиновых кислот, белков и липопротеинов [1]. Использование запасных веществ на окислительные процессы в семенах при хранении ведет к снижению в них уровня важнейших метаболитов. В результате семена теряют всхожесть, и они переходят в другую, более низкую качественную категорию.

Потерю лесосеменного сырья можно сократить, используя обработку семян экзогенными фитогормонами. Известно, что регуляция выхода семян из состояния покоя заключается в ослаблении влияния абсцизовой кислоты (АБК) и усилении влияния гиббереллинов, играющих основную роль в процессе прорастания семян [2]. Показано, что обработка семян сосны Массона (*Pinus massoniana* Lamb.) гиббереллинами способствовала снижению в них уровня АБК [3]. Гиббереллины оказывали положительное влияние на прорастание семян куннингамии ланцетовидной (*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook), при этом стратификационная обработка семян была менее эффективной [4]. Экзогенные гиббереллины значительно повышали всхожесть семян ели Смита (*Picea smithiana* Wall. Boiss) [5].

В последнее время активно изучается возможность использования растительного сырья, и особенно древесной зелени, для получения природ-

Таблица 1. Параметры аппроксимирующих калибровочных уравнений вида $y = a \exp(bx)$

Фитогормон	a	b	R^2	Диапазон калибровочных данных
ГК ₃	0.19	0.13	0.98	0.1–140 мкМ-экв ГК ₃
АБК	0.0107	0.061	0.98	0.02–3.8 мкМ-экв АБК

Примечание. ГК₃ – гибберелловая кислота; АБК – абсцизовая кислота; R^2 – коэффициент достоверности аппроксимации.

ных регуляторов роста. Выявлено положительное влияние различных экстрактов из древесной зелени пихты, можжевельника, сосны и ели на прорастание семян, рост растений и защиту их от инфекций [6–8]. Большой интерес представляет использование древесной зелени ивы козьей – широко распространенной породы, обладающей высокой скоростью ростовых процессов.

При использовании растительного сырья для получения природных регуляторов роста необходимо учитывать суточные ритмы функциональной активности растений, чтобы гарантировать максимальное преобладание стимулирующего эффекта экстракта над ингибирующим. В адаптации растений к суточным и сезонным изменениям внешних условий важное значение имеет внутренний хронометрист – эндогенные циркадные часы, накладывающие 24-часовой ритм на физиологические процессы растения для обеспечения их оптимальной согласованности с фазами свето-темного цикла. Биосинтез фитогормонов и сигнальные пути для генерации суточных ритмов гормональной активности также связаны с циркадными часами [9].

Цель работы – разработка способа получения водных экстрактов из растущих листьев ивы козьей с учетом суточной динамики их биологической активности для повышения всхожести семян сосны обыкновенной.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в течение двух вегетационных сезонов 2016 и 2017 гг. Для приготовления экстрактов листья ивы козьей (*Salix caprea* L.) в стадии активного роста отбирали в мае в ясные солнечные дни в течение светового периода, с 8.00 до 20.00, с интервалом в 2 ч. Листья промывали водой, измельчали до размеров 1–2 мм, растирали до однородной массы, экстрагировали водой в течение 24 ч при температуре +2...+4°C и гидромодуле 1 : 10 (1 г листьев : 10 мл воды). Экстракты отфильтровывали через два слоя ткани и разбавляли водой до 5% концентрации.

Определение биологической активности гиббереллинов. Семена салата сорта Берлинский желтый (*Lactuca sativa* L.) проращивали 60 ч при 20–22°C в темноте. Затем проростки длиной 6–8 мм помещали по 10 шт. в чашки Петри корнями к центру, накрывали корни отрезками фильтро-

вальной бумаги и добавляли по 5 мл 5% растворов исследуемых экстрактов. В качестве контроля использовали дистиллированную воду. Чашки выдерживали двое суток при постоянном освещении (4 клк) при комнатной температуре, затем измеряли длину гипокотилей [10].

Определение биологической активности АБК. Семена горчицы сарептской (*Brassica juncea* L.) (по 50 шт.) проращивали в чашках Петри на 5% растворах исследуемых экстрактов в темноте при 20–22°C в течение 20–24 ч. В качестве контроля использовали дистиллированную воду. Подсчет проросших семян в опыте проводили после достижения 50% уровня прорастания семян в контроле [11].

Гиббереллин-подобную активность в экстрактах количественно выражали в эквивалентах ГК₃, АБК-подобную активность – в эквивалентах АБК, используя аппроксимирующие уравнения калибровочных кривых. Для построения калибровочных кривых проводили испытания воздействия на тест-растения стандартных растворов ГК₃ в диапазоне концентраций 0.1–700 мкМ и АБК – в диапазоне 0.02–3.8 мкМ. По полученным данным была выбрана функция аппроксимации, построены аппроксимирующие уравнения вида:

$$y = a \exp(bx),$$

где y – концентрация стандартного раствора (мкМ); x – количественное выражение реакции тест-растения (относительно контроля) на воздействие стандартным раствором. Получены коэффициенты аппроксимирующих уравнений, используемых в качестве калибровочных, оценена достоверность аппроксимации, выявлены рабочие диапазоны концентраций испытуемых веществ для построенных уравнений (табл. 1).

Эффективность действия водных экстрактов из растущих листьев ивы козьей испытывали на семенах сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) второго класса качества (всхожесть менее 80% для 1 зоны, согласно ГОСТ 14161-86). Семена были предоставлены Карельской лесосеменной станцией, место сбора семян – Медвежьегорское центральное лесничество (62°55' с.ш.). Эксперимент проводили в условиях светостановки при температуре 24°C, 16-часовом фотопериоде, освещенности 4 клк. Семена сосны проращивали в чашках Петри на 5% растворах водных экстрактов из

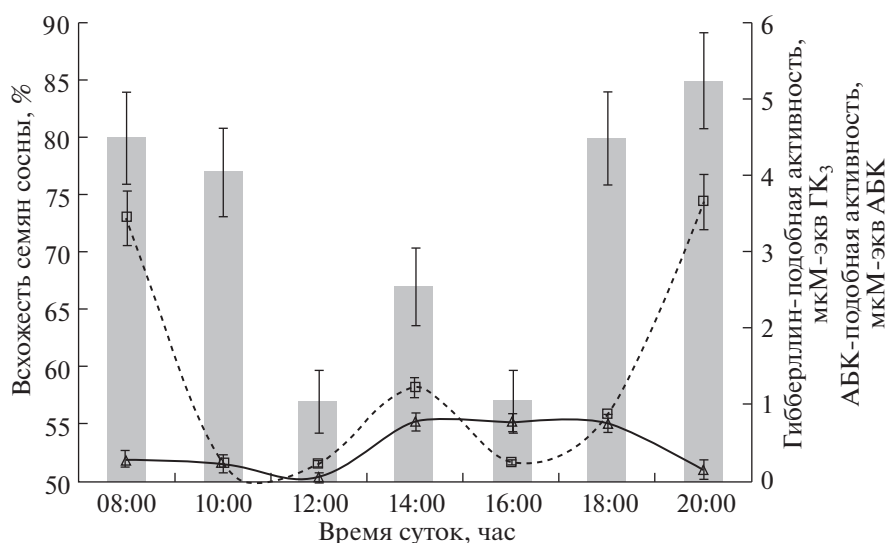


Рис. 1. Зависимость всхожести семян сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) (столбцы) от фитогормональной активности 5% водных экстрактов из растущих листьев ивы козьей (*Salix caprea* L.), отобранных в различное время суток. Гиббереллин-подобная активность, определяемая по росту гипокотилей салата, выраженная в мкМ-эквивалентах ГК₃ (□); АБК-подобная активность, определяемая по количеству проросших семян горчицы, выраженная в мкМ-эквивалентах АБК (Δ).

листьев ивы козьей, в контроле — на воде, в 3-кратной повторности. Ежедневным добавлением воды поддерживали постоянный уровень раствора. На 7 день проращивания семян определяли энергию прорастания, на 15 день — абсолютную и техническую всхожесть семян согласно ГОСТ 13056.6-97.

Математическую обработку данных проводили с использованием пакета программ Microsoft Excel и методов математической статистики. Результаты представлены в виде средних арифметических значений и их стандартных ошибок, которые не превышали 10%.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследований показали, что эффективность действия водных экстрактов из растущих листьев ивы козьей на прорастание семян сосны обыкновенной связана с гиббереллин- и АБК-подобной активностью экстрактов, которая значительно изменялась в зависимости от времени суток (рисунок 1). Специфической функцией гиббереллинов является стимуляция роста гипокотилей салата, АБК — ингибирование прорастания семян горчицы. Содержание гибберелловой кислоты (ГК₃) в побегах и листьях гречихи (*Fagopyrum esculentum* Moench.), определенное методом ВЭЖХ, соответствовало величинам, выявленным методом биотеста на удлинение гипокотилей салата сорта Берлинский [12]. Между ингибированием прорастания семян горчицы (*Brassica juncea* L. cv. RLM 198) и концен-

трацией экзогенной АБК наблюдалась линейная зависимость [13]. При скрининговых исследованиях по поиску видов растений, обладающих высоким уровнем природных регуляторов роста, биотесты часто используются для подтверждения наличия гормона в ткани перед физико-химическим анализом.

Максимальное повышение гиббереллин-подобной и значительное снижение АБК-подобной активности в экстрактах из растущих листьев ивы, отобранных в мае, наблюдалось в 8.00 и 20.00, тогда как при отборе листьев в дневное время в экстрактах отмечалась обратная тенденция. Повышение уровня гиббереллинов отмечалось в вечернее время в сорго (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) [14] и в утренние часы в горохе (*Pisum sativum* L. cv. Torsdag) [15]. Совпадение пиков повышения уровней стимуляторов роста и снижения содержания ингибитора (АБК) было выявлено в листьях табака (*Nicotiana tabacum* cv. Wisconsin 38), при этом отмечался активный рост листьев [16]. В работе Michael с соавт. [17] сообщается, что группа генов, связанных с гормонами, коэкспрессируется в то время, когда скорость роста максимальна. Наиболее активный рост листьев отмечался в утренние часы у арабидопсиса (*Arabidopsis thaliana* L. Heynh) [18] и в вечерние часы у тополя (*Populus deltoides* Bartr. ex. Marsh) [19]. Суточные изменения в содержании АБК показаны в листьях тополя (*Populus alba* L.) с максимальным значением в дневное время, что сопровождалось закрытием устьиц и снижением уровня фотосинтеза [20]. В растениях ячменя (*Hordeum vulgare* L.)

Таблица 2. Содержание гиббереллинов (ГК) и абсцизовой кислоты (АБК) в растительном сырье

Вид растения	Орган	Регулятор роста	Содержание	Ед. изм.	Метод анализа	Ссылка
Гречиха посевная (<i>Fagopyrum esculentum</i> Moench)	Листья	ГК ₃	151–168	нг/г сырой массы	ВЭЖХ	[12]
Сорго двуцветное (<i>Sorghum bicolor</i> L. Moench)	Побеги	ГК ₁	22	нг/г сухой массы	ГХ/МС	[14]
		ГК ₁₂	14			
		ГК ₁₉	210			
		ГК ₂₀	38			
		ГК ₅₃	70			
		ГК ₈	6			
Горох посевной (<i>Pisum sativum</i> L. cv. Torsdag)	Стебель	ГК ₅₃	0.5–1.7	нг/г сырой массы	ВЭЖХ	[15]
		ГК ₄₄	3–7.8			
		ГК ₁₉	5–11			
		ГК ₂₀	4–12			
		ГК ₁	3.5–13			
		ГК ₈	18–34			
		ГК ₂₉	9–16			
Ива пятитычинковая (<i>Salix pentandra</i> L.)	Побеги	ГК ₁	5	нг/г сырой массы	ГХ/МС	[22]
		ГК ₈	4			
		ГК ₁₉	16			
		ГК ₂₀	2			
Табак обыкновенный (<i>Nicotiana tabacum</i> L. cv. Wisconsin 38)	Листья	АБК	151–168	пмоль/мг сырой массы	ВЭЖХ	[16]
Ива шерстистопобеговая (<i>Salix dasyclados</i> Wimm., Clone 81-090)	Листья	АБК	27	нмоль/г сухой массы	РИА	[23]
Тополь белый (<i>Populus alba</i> L.)	Листья	АБК	38–100	пмоль/г сырой массы	ИФА	[20]
Тополь сереющий (<i>Populus</i> × <i>canescens</i>)	Листья	АБК	100–17000	нг/г сырой массы	ИФА	[24]

Примечание. ВЭЖХ – высокоэффективная жидкостная хроматография; ГХ/МС – газовая хроматография/масс-спектрометрия; ИФА – иммуноферментный анализ; РИА – радиоиммуноанализ.

отмечалось резкое снижение уровня ГК и синхронный рост АБК в сухую жаркую погоду в дневное время [21].

Биологическая активность экстрактов из листьев ивы козьей, определенная по калибровочным уравнениям, изменялась в диапазоне 0.2–3.6 мкМ-эквивалент ГК₃ и 0.15–0.77 мкМ-эквивалент АБК. Содержание ГК и АБК в растительном

сырье варьирует в зависимости от вида, ткани растений и условий роста [12, 14–16, 20, 22–24] (табл. 2).

Использование экстрактов из листьев ивы, отобранных в утреннее и вечернее время, с гиббереллин- и АБК-подобной активностью, эквивалентной 3.4–3.6 мкМ ГК₃ и 0.15–0.30 мкМ АБК, оказывало наибольший эффект на прорастание семян сосны, при этом энергия прорастания семян повышалась с 68% (в контроле) до 83%, абсо-

Таблица 3. Влияние 5% водных экстрактов из растущих листьев ивы козьей (*Salix caprea* L.), заготовленных в мае в течение суточного светового периода, на посевные качества семян сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.)

Время отбора листьев ивы, часы	Техническая всхожесть, %	Абсолютная всхожесть, %	Энергия прорастания, %
8:00	80 ± 6	82 ± 7	80 ± 5
10:00	77 ± 6	79 ± 6	73 ± 5
12:00	57 ± 4	60 ± 5	56 ± 5
14:00	67 ± 6	69 ± 6	60 ± 5
16:00	57 ± 5	60 ± 5	53 ± 4
18:00	80 ± 7	82 ± 7	80 ± 6
20:00	85 ± 7	88 ± 7	83 ± 7
Контроль	68 ± 6	70 ± 6	68 ± 6

лютная всхожесть — с 70 до 88%, техническая всхожесть — с 68 до 85%, в результате семена второго класса по своим качественным характеристикам стали соответствовать первому (всхожесть более 80%) (табл. 3). Семена сосны относятся к ортодоксальному типу, отличаются устойчивостью к высушиванию и способностью храниться длительное время без потери жизнеспособности. В то же время даже при оптимальных условиях хранения в семенах происходят окислительные процессы, приводящие к старению семян и снижению их посевных качеств [1]. Выход семян из покоя и переход к прорастанию представляют собой единый процесс, подразумевающий функционирование одной общей системы контроля прорастания, при этом регуляторную функцию выполняют фитогормоны, в частности АБК и ГК [2, 25]. АБК регулирует ключевые моменты во время формирования семян, такие как отложение запасных веществ, предотвращение раннего прорастания, устойчивость к высушиванию и индукцию покоя. Гиббереллины регулируют активность и синтез протеолитических ферментов и α -амилазы, которые необходимы для перехода клеток к росту растяжением при прорастании. Показано, что экзогенные гиббереллины оказывают положительное действие на прорастание семян, в том числе хвойных [3–5, 26–30] (табл. 4). Обработка семян сосны Массона гиббереллинами способствовала снижению в них уровня АБК, стимуляции биосинтеза ауксина и ГК₁, значительному улучшению дыхания, что обеспечивало повышение энергии их прорастания и всхожести [3]. Экзогенные гиббереллины оказывали положительное влияние на прорастание семян куннингамии ланцетовидной, что было обусловлено меньшим выходом из них электролитов за счет повышения целостности клеточных мембран, а также улучшением их дыхания [4]. По нашим данным, со снижением гиббереллин-подобной и повышением АБК-подобной активности в экстрактах из листьев ивы, отобранных в дневное время, положительное влияние

их на прорастание семян сосны значительно снижалось.

Результаты исследований показали, что при использовании растительного сырья для получения эффективных препаратов, способствующих повышению всхожести семян, важно учитывать суточные ритмы функциональной активности растений. На основании наших исследований разработан способ получения водных экстрактов из растущих листьев ивы для повышения всхожести семян сосны и получен патент на изобретение [Патент № 2662999]. Показано, что действие экстрактов из листьев ивы связано с их биологической активностью, которая значительно изменяется в зависимости от времени суток. Максимальное повышение гиббереллин-подобной и значительное снижение АБК-подобной активности, эквивалентных 3.4–3.6 мкМ ГК₃ и 0.15–0.30 мкМ АБК, отмечались в экстрактах из листьев ивы, отобранных в утреннее (8.00) и вечернее (20.00) время в условиях южной Карелии (60° с.ш.) в середине мая. Использование этих экстрактов оказывало наибольший эффект на прорастание семян сосны обыкновенной, семена второго класса по своим качественным характеристикам стали соответствовать первому (всхожесть более 80%). Значимость такого эффекта очевидна для практики, поскольку рекомендации по выращиванию сеянцев сосны обыкновенной по современной технологии, с закрытой корневой системой, предусматривают использование семян хвойных не ниже первого класса качества. Внедрение разработанного способа в производство позволит получать эффективный природный препарат для повышения посевных качеств семян сосны обыкновенной из доступного, широко распространенного, возобновляемого растительного сырья.

Приносим глубокую благодарность доктору биологических наук, академику РАЕН Наталье Владимировне Обручевой за ценные советы и плодотворную дискуссию при подготовке рукописи.

Таблица 4. Влияние экзогенных гиббереллинов (ГК) на прорастание семян

Вид растения	Концентрация ГК	Энергия прорастания, %		Всхожесть, %		Ссылка
		контроль	опыт	контроль	опыт	
Восковница красная (<i>Myrica rubra</i> Sieb et Zucc.)	50 мкМ ГК ₃	–	–	21	49	[26]
Чечевица обыкновенная (<i>Lens culinaris</i> Medik.)	3×10^{-7} М ГК ₃	40	65	84	99	[27]
Терминалия (<i>Terminalia sericea</i> Buch ex Dc.)	4×10^{-8} М ГК ₃	–	–	17	67	[28]
Тис китайский (<i>Taxus chinensis</i> var. <i>Mairei</i>)	200 мг/л ГК ₃	–	–	48	71	[29]
Сосна Монтикола (<i>Pinus monticola</i> Dougl. ex D. Don)	50 мкМ ГК ₄₊₇	–	–	15	30	[30]
Сосна Массона (<i>Pinus massoniana</i> Lamb.)	5×10^{-5} М ГК ₃	9 10	22 21	59 66	92 93	[3]
Куннингамия ланцетовидная (<i>Cunninghamia lanceolata</i> Lamb. Hook)	10^{-5} М ГК ₃	6	9	50	67	[4]
Ель Смита (<i>Picea smithiana</i> Wall. Boiss)	2×10^{-8} М ГК ₃	10 20	35 55	30 40	65 75	[5]

Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания Карельского научного центра Российской академии наук (Институт леса КарНЦ РАН).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Орехова Т.П. Создание долговременного банка семян древесных видов – реальный способ сохранения их генофонда // Хвойные boreальной зоны. XXVII. 2010. № 1–2. С. 25–31.
2. Обручева Н.В. Переход от гормональной к негормональной регуляции на примере выхода семян из покоя и запуска прорастания // Физиология растений. 2012. Т. 59. С. 591–600.
3. Zhao G., Jiang X. Roles of gibberellin and auxin in promoting seed germination and seedling vigor in *Pinus massoniana* // For. Sci. 2014. V. 60. P. 367–373.
4. Zhao G., Zhong T. Influence of exogenous IAA and GA on seed germination, vigor and their endogenous levels in *Cunninghamia lanceolata* // Scand. J. Forest Res. 2013. V. 28. P. 511–517. doi 10.1080/02827581.2013.783099
5. Mugloo J.A., Mir N. A., Khan P.A., Perray G. N., Kaisar K.N. Effect of different pre-sowing treatments on seed germination of spruce (*Picea smithiana* Wall. Boiss) seeds under temperate conditions of Kashmir Himalayas, India // Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci. 2017. V. 6. P. 3603–3612.
6. Кирсанова Е.В., Цуканова З.Р., Мусалатова Н.Н. О перспективах предпосевной обработки регуляторами роста семян яровой пшеницы в Орловской области // Вестник ОрелГАУ. 2008. № 3. С. 21–23.
7. Панюшкина Н.В., Карасев В.Н., Карасева М.А., Бродников С.Н. Способ стимуляции скорости прорастания семян сосны обыкновенной (Патент РФ №2569017) // Бюлл. Федеральной службы по интеллектуальной собственности, патентам и товарным знакам. 2015. № 32. 5 с.
8. Егорова А.В., Чернобровкина Н.П., Робонен Е.В. Влияние хвойного препарата на рост и элементный состав семян *Pinus sylvestris* L. в условиях лесного питомника // Химия растительного сырья. 2017. № 2. С. 171–180. doi 10.14258/jcprm.2017021720
9. Atamian H.S., Harmer S.H. Circadian regulation of hormone signaling and plant physiology // Plant Mol. Biol. 2016. V. 91. P. 691–702.
10. Егоршина А.А., Хайруллин Р.М., Сахобутдинова А.Р., Лукьянцев М.А. Участие фитогормонов в формировании взаимоотношений проростков пшеницы с эндофитным штаммом *Bacillus subtilis* 11ВМ // Физиология растений. 2012. Т. 59. С. 148–154.
11. Кефели В.И. Природные ингибиторы роста и фитогормоны. М.: Наука, 1974. 253 с.
12. Нефедьева Е.Э., Мазей Н.Г. Определение содержания гиббереллина А₃ в растениях методом высокоэффективной жидкостной хроматографии // При-

- кладная биохимия и микробиология. 2009. Т. 45. С. 502–507.
13. Sharma S., Sharma S.S., Rai V.K. Modulation by phenolic compounds of ABA-induced inhibition of mustard (*Brassica juncea* L. cv. RLM 198) seed germination // Indian J. Exp. Biol. 2003. V. 41. P. 352–356.
 14. Lee I.J., Foster K.R., Morgan P.W. Photoperiod control of gibberellin levels and flowering in sorghum // Plant Physiol. 1998. V. 116. P. 1003–1011.
 15. Stavang J.A., Lindgard B., Erntsen A., Lid S.E., Moe R., Olsen J.E. Thermoperiodic stem elongation involves transcriptional regulation of gibberellin deactivation in pea // Plant Physiol. 2005. V. 138. P. 2344–2353. doi 10.1104/pp.105.063149
 16. Novakova M., Motyka V., Dobrev P., Malbeck J., Gaudinova A., Vankova R. Diurnal variation of cytokinin, auxin and abscisic acid levels in tobacco leaves // J. Exp. Bot. 2005. V. 56. P. 2877–2883. doi 10.1093/jxb/eri282
 17. Michael T.P., Breton G., Hazen S.P., Priest H., Mockler T.C., Kay S.A., Chory J. A morning-specific phytohormone gene expression program underlying rhythmic plant growth // PLoS Biol. 2008. V. 6. e225. P. 1887–1898. doi 10.1371/journal.pbio.0060225
 18. Wiese A., Christ M.M., Virnich O., Schurr U., Walter A. Spatio-temporal leaf growth patterns of *Arabidopsis thaliana* and evidence for sugar control of the diel leaf growth cycle // New Phytol. 2007. V. 174. P. 752–761.
 19. Matsubara S., Hurry V., Druart N., Benedict C., Janzik I., Chavarría-Krauser A., Walter A., Schurr U. Nocturnal changes in leaf growth of *Populus deltoides* are controlled by cytoplasmic growth // Planta. 2006. V. 223. P. 1315–1328. doi 10.1007/s00425-005-0181-0
 20. Barta C., Loreta F. The relationship between the methylerythritol phosphate pathway leading to emission of volatile isoprenoids and abscisic acid content in leaves // Plant Physiol. 2006. V. 141. P. 1676–1683.
 21. Куранов П.В. Гормональный баланс растений: Автореф. дисс. докт. биол. наук. М., 1996. 47 с.
 22. Olsen J.E., Moritz T., Jensen E., Junttila O. Comparison of endogenous gibberellins in roots and shoots of elongating *Salix pentandra* seedlings // Physiol. Plant. 1994. V. 90. P. 378–381.
 23. Liu L., McDonald A.J.S., Stadenberg I., Davies W.J. Stomatal and leaf growth responses to partial drying of root tips in willow // Tree Physiol. 2001. V. 21. P. 765–770.
 24. Hamisch D., Kaufholdt D., Kuchernig J.C., Bittner F., Mendel R.R., Hänsch R., Popko J. Transgenic poplar plants for the investigation of ABA-dependent salt and drought stress adaptation in trees // Am. J. Plant Sci. 2016. V. 7. P. 1337–1356. <http://dx.doi.org/10.4236/ajps.2016.79128>
 25. Vaistija F.E., Barros-Galvão T., Colea A.F., Gildaya A.D., Hea Z., Lia Y., Harvey D., Larson T.R., Grahama I.A. MOTHER-OF-FT-AND-TFL1 represses seed germination under far-red light by modulating phytohormone responses in *Arabidopsis thaliana* // PNAS. 2018. V. 115. P. 8442–8447.
 26. Chen S.Y., Kuo S.R., Chien C. Roles of gibberellins and abscisic acid in dormancy and germination of red bayberry (*Myrica rubra*) seeds // Tree Physiol. 2008. V. 28. P. 1431–1439.
 27. Pulok M.A.I., Rahman M.M., Haque M.N., Chakraborty R., Ali M.S. Effect of growth regulators on germination and vigor of lentil seeds // J. Biosci. Agric. Res. 2015. V. 3. P. 8–14.
 28. Amri E. Germination of *Terminalia sericea* Buch ex Dc. Seeds: Effects of temperature regime, photoperiod, gibberellic acid and potassium nitrate // American-Eurasian J. Agric. & Environ. Sci. 2010. V. 8. P. 722–727.
 29. Zhang Y., Lu S., Gao H. Effects of stratification and hormone treatments on germination and physio-biochemical properties of *Taxus chinensis* var. *mairei* seed // Am. J. Plant Sci. 2012. V. 3. P. 829–835. <http://dx.doi.org/10.4236/ajps.2012.37100>
 30. Feurtado J.A., Yang J., Ambrose S.J., Cutler A.J., Abrams S.R., Kermode A.R. Disrupting abscisic acid homeostasis in western white pine (*Pinus monticola* Dougl. ex D. Don) seeds induces dormancy termination and changes in abscisic acid catabolites // J. Plant Growth Regul. 2007. V. 26. P. 46–54.