

Ж. В. ЦОВЯН, М. Т. ПЕТРОСЯН, Н. Е. ЗАКАРЯН, Л. А. МУРАДЯН

## ЦИТОКИНИНОВАЯ АКТИВНОСТЬ СТОЛОНОВ И КЛУБНЕЙ КАРТОФЕЛЯ В ПЕРИОД ИХ ФОРМИРОВАНИЯ

Изучены цитокининовая активность в столонах и клубнях картофеля в период их формирования и роста, а также распределение цитокининовой активности в отдельных тканях клубня (в зоне глазков и проводящих пучков, в сердцевине и коре).

Установлено, что цитокинины, поступая в клубень по проводящим элементам столонов, накапливаются в них в значительных количествах. Исходя из слабой цитокининовой активности в клубнях в начале их формирования и возрастания этой активности с повышением темпов роста клубня, сделано предположение, что цитокинины участвуют не в инициации а в ростовых процессах клубней. О положительной корреляции между интенсивностью ростовых процессов и цитокининовой активностью свидетельствуют значительное накопление цитокининов в зонах активного роста клубня (в зоне глазков и проводящих пучков) и отсутствие ее активности в зоне замедленного роста (в коре).

Стимулирующее действие кинетина на процесс клубнеобразования было установлено при культивировании *in vitro* столонов картофеля [1, 2] и отрезков стебля картофеля [3].

В литературе имеются также данные о значительной цитокининовой активности тканей клубня [4—6]. Стимулирование клубнеобразования *in vitro* и значительная цитокининовая активность тканей клубня привели к представлению, что цитокинины играют ведущую роль в этом процессе, что было подтверждено и небольшим числом исследований по изучению цитокининовой активности в столонах и клубнях картофеля в процессе клубнеобразования *in vivo* [7—9].

Несмотря на наличие тесной корреляции между клубнеобразованием и цитокининовой активностью, в литературе нет, однако, единого мнения относительно их роли в процессе клубнеобразования. Некоторые авторы предполагают [10, 11], что цитокинины не непосредственно ответственны за инициацию клубней, а они играют важную роль в росте клубня.

Исходя из этого, нами были изучены цитокининовая активность в формирующихся столонах и клубнях, динамика содержания эндогенных цитокининов в процессе роста клубня, а также их распределение в отдельных тканях клубня, что в какой-то мере может способствовать выявлению роли цитокининов в процессе формирования клубня.

Цитокининовую активность определяли с помощью биотеста, основанного на стимуляции образования пигмента бетацианина проростками

щирицы (*Amaranthus caudatus* L.) в присутствии тирозина как предшественника, по методу Биддингтона и Томаса [10] в модификации Мазина и др. [12].

Определение цитокининовой активности в столонах проводилось на ранних стадиях их образования и через 20 дней. На гистограммах, представленных на рис. 1, видно, что в начале их формирования в столонах наблюдается высокая цитокининовая активность особенно в бутанольной фракции. Значительно уступают по активности эфирная и водная фракции. При этом в бутанольной фракции наблюдались 2 пика активности, один из которых по значению  $R_f$  (0,8) совпадал с зеатином.

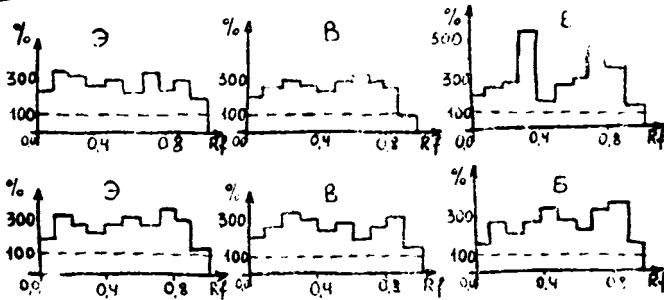


Рис. 1. Биологическая активность эндогенных цитокининов в столонах картофеля в разные периоды их формирования: а) молодые столоны в начале их формирования, б) столоны, сформировавшиеся через 20 дней после начала клубнеобразования.

Здесь и на остальных рисунках Э—эфирная фракция, В—водная фракция, Б—бутанольная фракция.

По данным Van Staden [8], в клубнях, ростках и столонах картофеля в основном обнаруживается 3 цитокинина—свободный (бутанол-растворимый), а также зеатин-рибозид и зеатин-глюкозид, остающиеся в водной фракции после экстракции бутанолом. Автор последнюю форму цитокининов считает запасной.

Через 20 дней после начала формирования столонов цитокининовая активность в бутанольной фракции значительно уменьшается, сохраняясь на том же уровне в водной и эфирной фракциях. Следовательно, уменьшение содержания свободных цитокининов происходит не за счет перехода их в запасные формы. Очевидно, с возрастом растений ослабляется приток свободных цитокининов из корней в столоны.

В начале формирования клубня (в клубнях диаметром 0,5—1,0 см) цитокининовая активность во всех трех фракциях низкая и распределена более или менее равномерно (рис. 2).

Слабая цитокининовая активность (рис. 2а, б) в период инициации клубней при еще слабых темпах роста свидетельствует о том, что цитокинины не являются индукторами клубнеобразования. Но уже на 6—10 день после начала клубнеобразования у клубней диаметром в 2,0 см (рис. 2 в), характеризующихся интенсивным ростом, наблюдается значительное возрастание цитокининовой активности, что указывает на положительную корреляцию между цитокининовой активностью тканей клубня и интенсивностью ростовых процессов. Однако дальнейшее увеличение размеров клубня приводит к падению цитокининовой активности в целом клубне. Как видно на рис. 2д, е, на 20—25 день клубнеобразования с увеличением размеров клубня ( $d=3,0-4,0$  см) происходит постепенное падение цитокининовой активности, что можно объяснить

интенсивным ростом клубня, опережающим, очевидно, приток цитокининов в ткани клубня (рис. 1б), в результате чего происходит «разбавление» цитокининов.

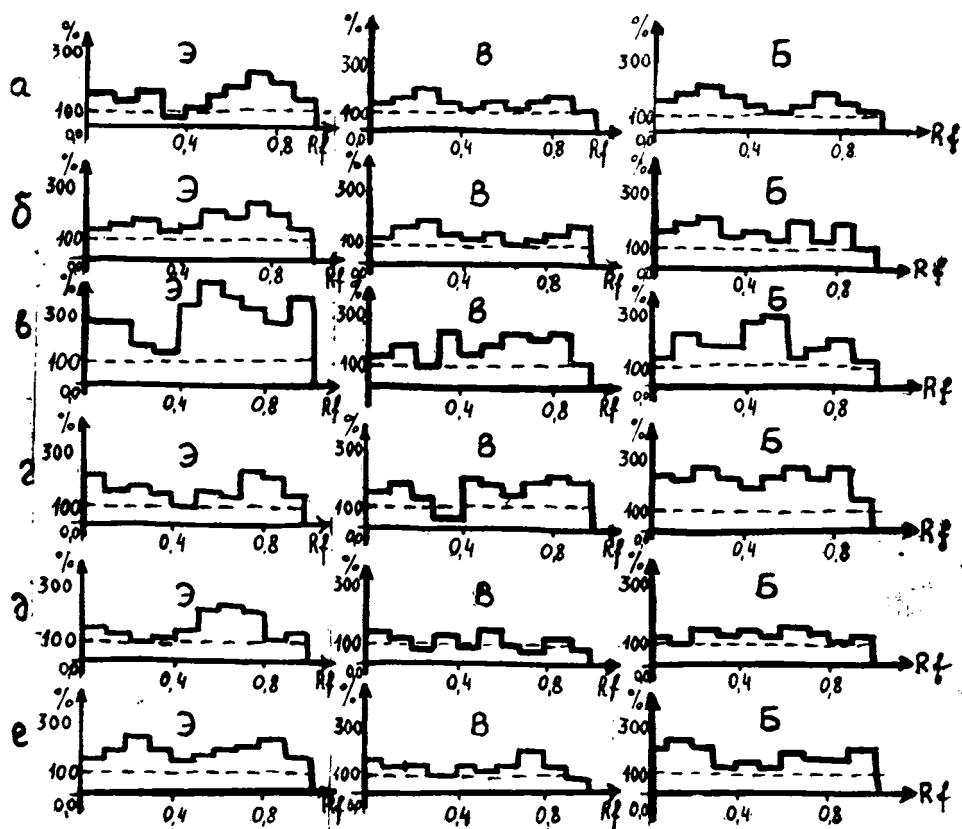


Рис. 2. Биологическая активность эндогенных цитокининов в клубнях картофеля в разные периоды их формирования:

а) 16/V,  $d=0,5$  см;

б) 26/V  $d=2,0$  см;

в) 9/VII  $d=4,0$  см;

г) 20/V  $d=1,6$  см, 1,5 см;

д) 9/VI  $d=3,0$  см;

е) 4/IX  $d=4,5$  см.

И, действительно, определение цитокининовой активности в отдельных тканях клубней (в глазковой, коровой и в зоне проводящих пучков, а также в сердцевине) показало, что цитокинины локализируются в определенных тканях клубня, цитокининовая активность которых не понижается с увеличением размеров клубня (рис. 3). Наибольшая цитокининовая активность отмечена в зоне проводящих пучков в бутанольной фракции (рис. 3 в). При этом отмечены те же, что и в столонах, два пика активности, соответствующие зонам с  $Rf=0,4$  и  $0,9$ . Такое совпадение пиков активности свидетельствует, очевидно, о том, что цитокинины из столонов по проводящим элементам, возможно, по внутренней флоэме, поступают в зону проводящих пучков и отсюда распределяются по остальным тканям клубня, накапливаясь в значительных количествах в глазках, сердцевине и в незначительных количествах в коре.

По литературным данным [13], цитокинины не синтезируются в глазках клубня. Следовательно, значительную цитокининовую активность глазков можно объяснить лишь их поступлением из зоны проводящих пучков клубня. Поступают они, очевидно, в виде свободных (бутанол-

растворимых) цитокининов и затем преобразуются в другие формы, о чем свидетельствует равномерное распределение цитокининовой активности во всех трех фракциях.

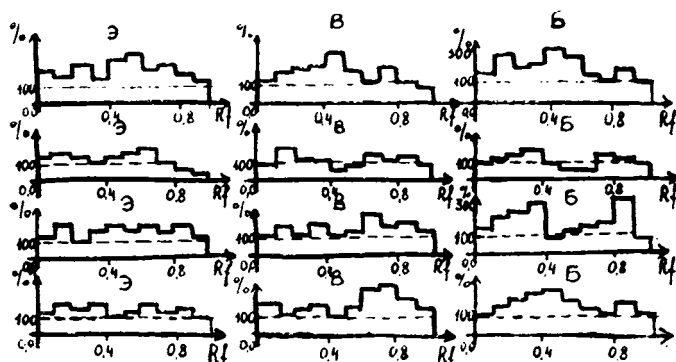


Рис. 3. Биологическая активность эндогенных цитокининов в разных тканях клубня картофеля через 1—1,5 месяца после начала клубнеобразования (9/VII): а) в глазковой зоне, б) в коре, в) в зоне проводящих пучков, г) в сердцевине клубня.

В конце вегетации, как видно на рис. 4, характер распределения цитокининов по отдельным тканям клубня не изменился, но произошли значительные сдвиги в цитокининовом спектре. Возрастание активности цитокининов в отличие от предыдущей фазы отмечено в водных фракциях экстракта как из зоны проводящих пучков, так и глазковой зоны, в то время как активность бутанол-растворимых кининов уменьшилась в обеих зонах. Следовательно, к концу вегетации в клубнях картофеля, в особенности в двух его зонах происходит накопление запасных водорастворимых форм цитокининов, которые, вероятно, мобилизуются в период прорастания клубней.

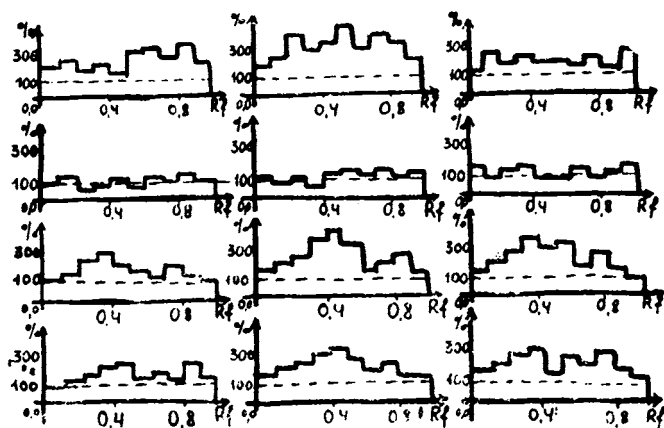


Рис. 4. Биологическая активность эндогенных цитокининов в разных тканях клубня картофеля в конце вегетации (4/IV): а) в глазковой зоне, б) в коре, в) в зоне проводящих пучков, г) в сердцевине клубня.

Отсутствие цитокининовой активности в коровой части клубня коррелирует со слабыми темпами роста коры при увеличении размеров

клубня. По данным авторов [11], в процессе роста клубня из всех тканей меньше всего изменяется кора.

Таким образом, цитокинины, поступая в клубень по проводящим элементам столонов, накапливаются в них в значительных количествах. Однако слабая цитокининовая активность в клубнях в начальные периоды клубнеобразования и возрастание этой активности с повышением темпов роста клубня говорят в пользу того предположения, что цитокинины участвуют не в инициации, а в ростовых процессах клубней. Значительное накопление цитокининов в зоне проводящих пучков и глазковой зоне также свидетельствует о положительной корреляции между цитокининовой активностью и интенсивностью ростовых процессов. Зона проводящих пучков с прилегающей к ней перимедулярной зоной является зоной активного роста клубня [11], а формирование клубня, как показано нами ранее [14], сопровождается активной перестройкой клеток в области глазка.

Ослабление ростовых процессов к концу вегетации приводит к изменению цитокининового спектра: происходит накопление водорастворимых запасных форм цитокининов за счет уменьшения свободных бутанолрастворимых цитокининов.

*Кафедра физиологии и  
анатомии растений*

*Поступила 8.02.1988*

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Palmer C. E., Smith O. E. Cytokinins and tuber initiation in the potato *Sol. tuberosum* L.—*Nature*, 1969, v. 221, № 5175, p. 279—280.
2. Palmer S. E., Barcner W. I. Influence of ethylen and kinetin on tuberization and enzyme activity in *Sol. tub. L.* Stolons cultured in vitro.—*Ann Bot*, 1973, v. 37, № 149, p. 85—93.
3. Tizio Ricardo, Mirta Biain M. Are cytokinins the specific factors for tuber formation in the potato plant?—*Фyton*, 1973, v. 31, p. 3—13.
4. Anstis P. J. P., Nortcote D. N. Cytokinin activity in potato tuber extracts.—*Pflanzenphysiol*, 1975, v. 34, № 1, p. 273—275.
5. Forsline R. L., Langille A. R. Endogenous cytokinins in *Sol. tub. L.* as influenced by photoperiod and temperature.—*Physiol plantarum*, 1975, v. 34, № 1, p. 75—77.
6. Okazawa Yowzo. Обнаружение природных цитокининов в клубне картофеля.—*Proc. Crop. Sci. Soc Japan*, 1969, v. 38, №1, p. 25—0.
7. Sattelmacher B. and Marschner H. Cytokinin activity in stolons and tubers of *Sol. Tub. L.* during the period of tuberization.—*Physiol plantarum*, 1978, v. 44, №2, p. 69—72.
8. Van Staden, Dimalla G. G. The distribution of cytokinins in tuberizing potatoes.—*Ann Bot*, 1977, v. 41, № 174, p. 741—746.
9. Van Staden, Dimalla G. G. Endogenous cytokinins and tuberization.—*Ann Bot*, 1976, v. 40, № 169, p. 1117—1119.
10. Биддингтон И. А., Томас Т. Н. Изучение природных цитокининов. Цит. из кн. Рост растений и природные регуляторы. М.: Наука, 1977, с. 139.
11. Гусев С. А., Меглицкий Л. В. Строение клубня и защитная роль перидермы.—Хранение картофеля. М.: Колос, 1982, с. 6—16.
12. Мазин В. В., Шашкова Л. С. Изучение природных цитокининов—Рост растений и природные регуляторы, М.: Наука, 1977, с. 122.

13. Van Staden, Brown N. A. C. Investigation into the possibility that potato buds synthesize cytokinins.—J. Exp. Bot., 1979, v. 30, № 116, p. 391—497.
14. Меликян Н. М., Цовян Ж. В. Особенности формирования почек на клубнях картофеля.—Биол. ж. Армении, т. XXII, 2, с. 32—38.

ժ. Վ. ԾՈՎՅԱՆ, Մ. Տ. ՊԵՏՐՈՍՅԱՆ, Ե. Ե. ԶԱՔԱՐՅԱՆ, Լ. Ա. ՄՈՒՐԱԴՅԱՆ

**ԿԱՐՏՈՖԻԼԻ ՍՏՈՂՈՆՆԵՐԻ ԵՎ ՊԱԼԱՐՆԵՐԻ ԳԻՏՈՎԻՆԻՆԱՅԻՆ ԱԿՏԻՎՈՒԹՅՈՒՆԸ  
ՆՐԱՆՑ ԶԵՎԱՎՈՐՄԱՆ ՇՐՋԱՆՈՒՄ**

**Ա մ փ ո փ ո մ**

Կարտոֆիլի ստոլոններում և պալարներում նրանց ձևավորման և աճման շրջաններում հետազոտվել է ցիտոկինինային ակտիվությունը, ինչպես նաև այդ ակտիվության տեղաբաշխումը պալարի առանձին հյուսվածքներում (աչքերի, փոխադրող խրձերի, միջուկի և կեղևի շրջաններում):

Պարզվել է, որ ցիտոկինինները, տեղափոխվելով ստոլոնների փոխադրող տարրերով դեպի պալար, կուտակվում են այնտեղ զգալի քանակությամբ:

Պալարների ձևավորման սկզբում գոյություն ունեցող ցիտոկինինային թույլ ակտիվությունից և պալարի աճման տեմպերի մեծացման հետ այդ ակտիվության բարձրացումից ելնելով՝ արվել է ենթադրություն, որ ցիտոկինինները մասնակցում են ոչ թե պալարների սկզբնավորմանը, այլ աճման պրոցեսներին: Կարտոֆիլի պալարների աճման ակտիվ գոտիներում (աչքերի, փոխադրող խրձերի) ցիտոկինինների զգալի կուտակումը և դանդաղեցված աճի շրջաններում (կեղևում) նրա բացակայությունը վկայում է ցիտոկինինային ակտիվության և աճման պրոցեսների ինտենսիվության միջև գոյություն ունեցող դրական կոռելյացիայի մասին: