

УДК 581.142:581.143

УЧАСТЬ ЦИТОКІНІНІВ У ФОРМУВАННІ РЕПРОДУКТИВНИХ ОРГАНІВ РОСЛИН З РІЗНИМ ТИПОМ РОСТУ

© 2008 р. **Н. П. Веденічева, Л. І. Мусатенко**

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного

Національної академії наук України

(Київ, Україна)

Досліджено локалізацію і динаміку ендогенних цитокінінів у вегетативних і генеративних органах квасолі і кукурудзи на початкових етапах репродуктивного розвитку. Припускається, що збільшення концентрації активних форм цитокінінів у квітках квасолі після запилення відбувається за рахунок їх транспорту з коренів і пов'язане з процесом закладання насіння. У кукурудзи показана можливість автономного (повного або часткового) синтезу цитокінінів у генеративних органах.

Ключові слова: *Phaseolus vulgaris L., Zea mays L., цитокініни, морфогенез, органи, репродуктивний розвиток, цвітіння*

Регуляція переходу рослин до репродуктивного розвитку відбувається за допомогою комплексу гормональних речовин, які утворюються у вегетативних органах під дією фотоперіодичного сигналу або вікових змін. Важливе місце в цьому процесі посідають цитокініни. Значну кількість даних отримано щодо їх включення до контролю цвітіння у фотоперіодично залежних рослин, особливо гірчиці (*Sinapis alba* L.). Її зацвітання стимулюється одним лише довгим днем, при цьому рівень цитокінінів істотно підвищується у листках та їх флоемному соці, що збігається з рухом флорального стимулу [12]. У подальшому вміст цитокінінів зростає в апікальній меристемі пагона на стадії ранньої активації мітотичного поділу клітин [23]. Нанесення екзогенних цитокінінів на вегетативні органи рослин гірчиці, котрі вирощували за короткого дня, індукувало в апікальній меристемі пагонів клітинні та молекулярні зміни, характерні для переходу до цвітіння [13]. Аналіз динаміки ендогенних цитокінінів у фотоперіодично залежних рослин інших видів показав подібну картину — підвищення вмісту гормонів в апексах у разі флоральної стимуляції [25]. Екзогенні цитокініни також стимулю-

вали цвітіння у різних видів рослин за сприятливих для цього умов [24].

Набагато менше відомостей щодо ролі цитокінінів у регуляції цвітіння нейтральних до тривалості дня рослин. Показано, що у фотоперіодично нейтральних тютюнів наприкінці вегетативного росту різко знижується вміст цитокінінів в апікальній меристемі пагонів [18]. Створення градієнта цвітіння у рослин тютюну Трапезонд пов'язане з активністю цитокінінів у стеблі, а їх нанесення на листки стимулювало активний ріст пагона і зацвітання [10]. У корневих ексудатах сої максимум цитокінінів припадав на перші доби цвітіння, а потім знижувався удвічі, обробка суцвіття бензиламінопурином значно зменшувала опадання квіток та підвищувала закладку плодів [16]. У багатьох роботах встановлена залежність переходу до цвітіння у рослин, що вирощувалися *in vitro*, від наявності і концентрації цитокінінів у живильному середовищі [19, 28]. Наведені дані вказують на важливу роль цитокінінів як компонентів системи, котра контролює генеративні процеси у фотоперіодично нейтральних рослин, хоча чіткої картини в цьому випадку немає. Так, існують сумніви щодо можливості регуляції цвітіння цитокінінами, синтезованими в коренях [14]. Суперечливі дані стосовно ролі цитокінінів у зацвітанні отримані при дослідженні

Адреса для кореспонденції: Мусатенко Людмила Іванівна, Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська, 2, Київ, 01601, Україна;
e-mail: physioplants@mail.ru

трансгенних рослин. Мутанти арабідопсису, дефіцитні за вмістом цитокінінів, демонстрували затримку цвітіння на 3 місяці, хоча їх флоральний фенотип не відрізнявся від норми [31]. Екзогенна обробка цитокінінами пізно квітучих мутантів томатів прискорювала зацвітання [19]. Водночас рослини салату та гороху, збагачені цитокінінами за рахунок оверекспресії генів синтезу цитокінінів, затримували цвітіння [26].

В цілому, можна сказати, що цитокініни, безперечно, беруть участь у контролі цвітіння як у фотоперіодично залежних, так і у нейтральних до довжини дня рослин, проте їх динаміка в органах має певні відмінності.

Вважається, що фітогормони, які беруть участь у формуванні генеративних органів, синтезуються у вегетативних, тому корелятивні зв'язки між органами розглядаються як регуляторний фактор репродуктивних процесів [6]. При цьому цитокініни відіграють дуже суттєву роль як антагоністи ауксинів. Проте в літературі майже відсутні дані стосовно розподілу цитокінінів у вегетативних органах рослин на генеративній стадії розвитку. Не досліджена динаміка і локалізація цитокінінів при переході до репродукції рослин з інтеркалярним типом росту, хоча можна припустити наявність певних особливостей їх гормонального статусу в зв'язку з функціонуванням інтеркалярних меристем.

Враховуючи брак та неоднозначність даних щодо участі цитокінінів у репродуктивних процесах рослин, ми поставили за мету вивчити якісний склад і вміст ендогенних цитокінінів у вегетативних та генеративних органах рослин з різним типом росту (апикальним та інтеркалярним) на ранніх етапах репродукції (формування квіток, початок цвітіння і запилення квіток). Для дослідження було обрано представників однодольних рослин – *Zea mays* L. та дводольних – *Phaseolus vulgaris* L., оскільки важливим також є розуміння особливостей регуляції онтогенетичного розвитку цих класів рослин.

МЕТОДИКА

Рослини квасолі сорту Білозерна та кукурудзи сорту Буковинська Т 11 вирощували за умов польового досліду на експериментальній базі Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України у Феофанії. Дослідження проводили у 2005-2007 рр.

Квасоллю досліджували у періоди бутонізації, початку цвітіння і запилення квіток. Відбирали трійчастий листок і міжвузля біля суцвіття, бутони, корінь, квітки до та після запилення.

Кукурудзу вивчали у періоди початку формування квіток (стадія розгортання 5-го листка), формування пиляків (стадія розгортання 7-го листка), посиленого росту суцвіть і виходу волоті (стадія розгортання 11-го листка). Для аналізів відбирали: волоть, листок біля волоті, качан, листок біля качана, корінь, міжвузля біля волоті та біля качана.

Цитокініни екстрагували 80 %-м етиловим спиртом. З водного залишку їх виділяли водонасиченим бутанолом при рН 8,0 з додатковим очищенням за допомогою іонообмінної хроматографії на Dowex 50WX8. Тонкошарову хроматографію цитокінінів проводили у системі розчинників ізопропанол:аміак:вода (10:1:1). Як маркери використовували стандартні розчини зеатину, зеатинрибозиду та зеатинглюкозиду (Sigma, США). Кількісне визначення цитокінінів проводили методом високоефективної рідинної хроматографії на хроматографі фірми Pye Unicam з УФ детектором при 269 нм. Детальніше методика описана раніше [9].

Повторність дослідів триразова, на рисунках і в таблицях наведені середні значення та їх стандартні відхилення.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

У період утворення бутонів у квасолі вміст зеатину і зеатинрибозиду був найвищим у листках і коренях. У листках відзначено також порівняно великий вміст зв'язаної форми цитокінінів — зеатинглюкозиду. У міжвузлях і бутонах зафіксовані лише невеликі кількості зеатину та зеатинрибозиду (рис. 1). На початку цвітіння спостерігалось незначне зниження рівнів вільних цитокінінів у листках і коренях, трохи підвищувався їх вміст у квітках (рис. 2). Концентрація цитокінінів в органах істотно змінювалася після запилення квіток: вміст усіх цитокінінів значно знижувався у листках і підвищувався у коренях, у міжвузлях зростав рівень зеатинрибозиду. Найбільше кількість зеатинрибозиду та зеатину зростала в репродуктивних органах квасолі (рис. 3). Концентрація зеатинглюкозиду була значною лише в листках на початку дослідження (рис. 1, 2). Після запилення він виявлявся також у міжвузлях та квітках (рис. 3).

УЧАСТЬ ЦИТОКІНІНІВ

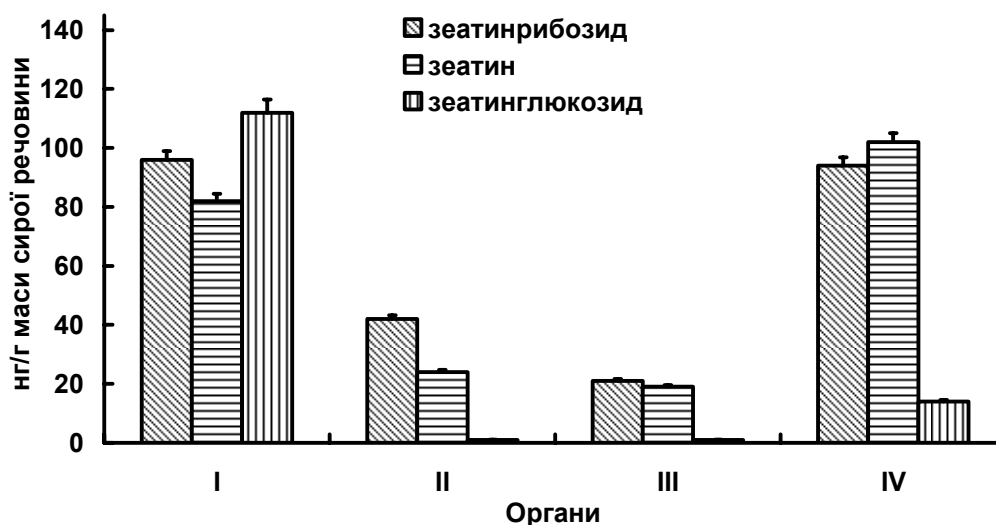


Рис. 1. Вміст цитокінінів в органах *Ph. vulgaris* у фазу бутонізації: I — трійчастий листок біля суцвіття, II — міжвузля біля суцвіття, III — бутони, IV — корінь.

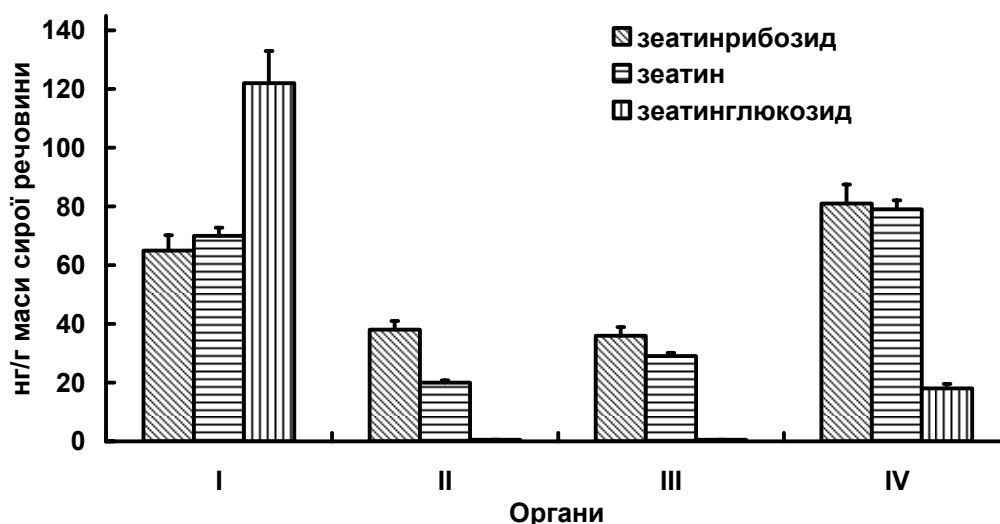


Рис. 2. Вміст цитокінінів в органах *Ph. vulgaris* на початку цвітіння: I — трійчастий листок біля суцвіття, II — міжвузля біля суцвіття, III — квітки, IV — корінь.

Загалом можна сказати, що на початку репродуктивного періоду для рослин квасолі характерна тенденція до зменшення вмісту активних форм цитокінінів у листках і його підвищення в корнях і квітках. Слід відзначити, що концентрації цитокінінів в органах квасолі на цьому етапі онтогенезу були не високі порівняно з виявленими на початку розвитку насіння або перших стадіях проростання [30]. Це можна пояснити припиненням ростових процесів та зниженням мітотичної активності у вегетативних органах. Як відомо, значний вміст цитокінінів характерний саме для тканин з висо-

ким мітотичним індексом, де ці гормони виступають регуляторами клітинного циклу [5].

Зміни концентрації цитокінінів вказують, на яких саме етапах підвищується їх значущість або для яких процесів вони є лімітуючим фактором. Як видно з рис. 1-3, розвиток репродуктивних органів супроводжується збільшенням у них рівня цитокінінів, що свідчить про участь останніх в управлінні цим процесом. Аналізуючи отримані результати, можна припустити, що формування флоральної меристеми у рослин квасолі не потребує значної кількості цитокінінів. З літературних даних відомо, що диференціація апікальної меристеми пагонів потре-

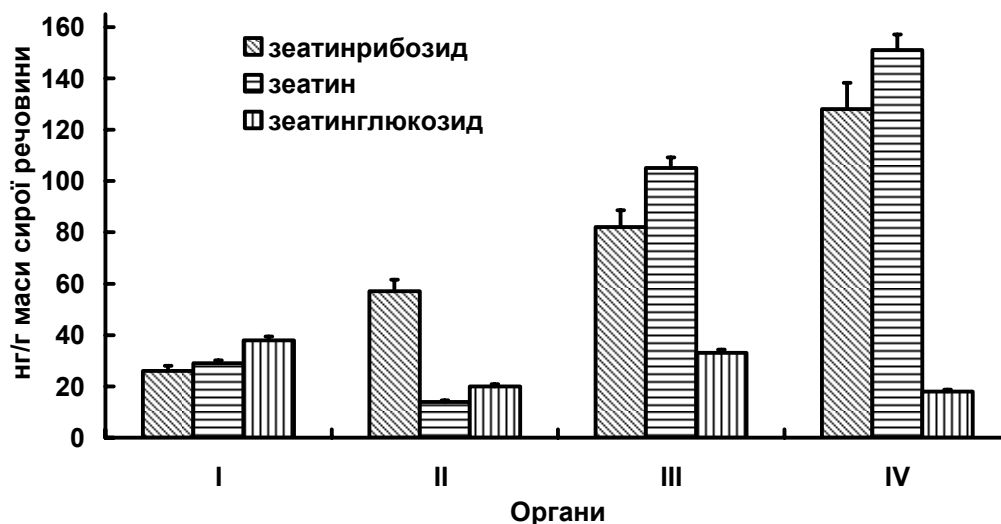


Рис. 3. Вміст цитокінінів в органах *Ph. vulgaris* у період запилення квіток: I — трійчастий листок біля суцвіття, II — міжвузля біля суцвіття, III — квітки після запилення, IV — корінь.

бує, найімовірніше, локального градієнта цих гормонів або різного розподілу метаболітів цитокінінів [18, 31]. Справді, як показано в нашій роботі, концентрації різних форм цитокінінів змінюються дещо по-різному: якщо у бутонах переважав зеатинрибозид, то в запилених квітках — зеатин, змінювалося також співвідношення активних та іммобільної форм (зеатин+зеатинрибозид/зеатинглюкозид). Нерівномірність розподілу окремих цитокінінів в органах квасолі на стадії бутонізації була продемонстрована раніше [21]. У ході розвитку рослин томатів концентрації зеатину і зеатинрибозиду в ксилемному соці варіюють, проте квіткові бруньки починають закладатися, коли вони стають майже однаковими [17]. Це підтверджує думку про залежність репродукційного процесу від певної концентрації цитокінінів [12].

Слід зауважити, що підвищення рівня цитокінінів у запилених квітках збігається зі збільшенням їх кількості в коренях. Можливо, вміст цих гормонів, необхідних для нормального перебігу цвітіння і запилення, зростає за рахунок їх синтезу в коренях і транспорту по ксилемі. Це підтверджується тим фактом, що у стеблі (міжвузлях) домінував зеатинрибозид, який вважається транспортною формою цитокінінів. Раніше було показано можливість транспорту [³H]зеатинрибозиду із ксилемним соком до квіток і насіння у рослин люпину, хоча його частка була невеликою [27]. Беверидж і співавт. вважають малоімовірним контроль цвітіння у гороху цитокінінами, що рухаються з ксилемним соком від кореня [14]. Але в період активізації яйцеклітини та її запліднення вміст

зеатину і зеатинрибозиду у зав'язях пшениці та кульбаби зростає у кілька разів і, найімовірніше, цей процес регулюється гормонами, які надходять від материнської рослини [4]. Найвищі рівні цитокінінів містяться в насінні на ранніх стадіях ембріогенезу, через що його вважають місцем синтезу цитокінінів *de novo* [2]. Проте здатність до автономного синтезу цитокінінів, очевидно, з'являється вже після закладання плодів і початку їх розвитку [29]. За сучасними уявленнями, репродуктивний процес у квіткових рослин контролюється не тільки гормональною системою рослини в цілому, а й підсистемами, локалізованими в різних органах (коренях, стеблі, листках, квітках) [4]. У рослин квасолі на стадії репродукції для цитокінінів такою підсистемою, напевно, є корені. Зіставляючи отримані нами дані з літературними, можна припустити, що цитокініни необхідні не стільки для регуляції цвітіння, скільки для запліднення і початку розвитку плодів, і ця підвищена потреба у гормонах задовольняється за рахунок їх транспорту від основного місця синтезу — коренів. Це узгоджується з висновком деяких дослідників про те, що регуляторна роль цитокінінів у формуванні та розвитку репродуктивних органів менш важлива, ніж для вегетативного росту і розвитку рослин [18, 31].

Таким чином, результати аналізу змін просторово-часового розподілу цитокінінів в органах квасолі вказують на те, що процес репродукції контролюється цими гормонами як складовими гормональної системи, яка активується в репродуктивних органах, очевидно, у

УЧАСТЬ ЦИТОКІНІНІВ

Таблиця 1

Вміст цитокінінів в органах кукурудзи сорту Буковинська на стадії формування квіток і розгортання п'ятого листка, нг/г сирової речовини

Орган	Зеатинрибозид	Зеатин	Зеатинглюкозид
Волоть	21 ± 3	14 ± 2	0
Листок біля волоті	306 ± 14	225 ± 9	242 ± 8
Качан	58 ± 6	0	426 ± 10
Листок біля качана	106 ± 5	122 ± 12	174 ± 5
Корінь	330 ± 11	461 ± 16	502 ± 17

Таблиця 2

Вміст цитокінінів в органах кукурудзи сорту Буковинська на стадії формування пиляків і розгортання сьомого листка, нг/г сирової речовини

Орган	Зеатинрибозид	Зеатин	Зеатинглюкозид
Волоть	28 ± 6	59 ± 3	39 ± 3
Листок біля волоті	81 ± 3	150 ± 5	68 ± 3
Міжвузля біля волоті (5-е)	29 ± 7	69 ± 1	0
Качан	138 ± 9	85 ± 3	48 ± 3
Листок біля качана	69 ± 4	112 ± 6	52 ± 3
Міжвузля біля качана (7-е)	10 ± 1	25 ± 4	5 ± 1
Корінь	115 ± 6	290 ± 1	0

період запилення квіток і раннього ембріогенезу.

Кукурудза – рослина з різностатевими суцвіттями, органогенез яких відбувається паралельно з вегетативним ростом стебла і послідовним розгортанням листків. Дослідження були розпочаті, коли спостерігалось розгортання п'ятого листка, посилений ріст 4-6 міжвузлів, а також формування колосків у волоті та в качані. В цей період найбільший рівень усіх досліджених цитокінінів виявлено в коренях рослин та в листках біля волоті (табл. 1). Листки біля качана містили втричі менше зеатинрибозиду та вдвічі менше зеатину порівняно з листками біля волоті, а найменшим їх вміст був у тканинах волоті та качана, що розвиваються. В качані зеатин не виявлявся зовсім і дещо неочікуваним було накопичення зеатинглюкозиду.

Подальший розвиток рослин кукурудзи характеризувався посиленням росту середніх міжвузлів стебла, розгортанням сьомого листка, формуванням пиляків та пилку у волоті, утворенням рильцевих бугорків та рильця у качані. Рівень ендогенних цитокінінів у вегетативних органах в цей період був нижчим відносно попередньої стадії розвитку (табл. 2). В коренях та листках біля волоті спостерігалось зниження вмісту зеатинрибозиду майже втричі. В листках біля качана воно було не таким помітним, але значно зменшувалася кількість зеатинглюкози-

ду. Його концентрація у коренях взагалі знижувалася до нуля. В генеративних органах рівень цитокінінів був незначним, але він підвищувався відносно попередньої стадії розвитку: в качані більш, ніж удвічі зростав рівень зеатинрибозиду і виявлявся зеатин, у волоті підвищувалася вміст зеатину. Зеатинглюкозид з'являвся у волоті, а в качані його вміст різко падав.

Процес інтенсивного росту стебла за рахунок верхніх, особливо «волоттевого», міжвузлів, виходу волоті і розгортання одинадцятого листка супроводжувався активним ростом генеративних органів і завершувався виходом волоті, початком цвітіння і запилення. В цей період продовжувалося зниження концентрації цитокінінів в тканинах листків як біля волоті, так і біля качана (табл. 3). В репродуктивних органах, навпаки, відбувалося накопичення (максимальне у качані) активних форм цитокінінів – зеатинрибозиду та зеатину. В коренях рівень цитокінінів майже не змінювався порівняно з попередньою стадією розвитку.

У міжвузлях біля волоті (п'яте) та біля качана (сьоме) на другому етапі досліджень вміст зеатинрибозиду був незначним, і знижувався на третьому етапі (табл. 2, 3). Рівень зеатину в міжвузлях був в кілька разів вищим і залишався стабільним, зеатинглюкозид був практично відсутній.

Вміст цитокінінів в органах кукурудзи сорту Буковинська на стадії виходу волоті і розгортання одинадцятого листка, нг/г сирової речовини

Орган	Зеатинрибозид	Зеатин	Зеатинглюкозид
Волоть	86 ± 5	147 ± 7	58 ± 4
Листок біля волоті	44 ± 3	76 ± 5	30 ± 3
Міжвузля біля волоті (11-е)	11 ± 2	88 ± 6	0
Качан	352 ± 7	402 ± 14	0
Листок біля качана	18 ± 3	20 ± 2	сліди
Міжвузля біля качана (7-е)	0	31 ± 2	0
Корінь	133 ± 8	191 ± 9	0

Отримані результати показали, що концентрації зеатинрибозиду та зеатину в коренях і листках кукурудзи на початку дослідження були близькі до тих, що визначалися наприкінці проростання насіння [1]. В подальшому вегетативний ріст кукурудзи та формування генеративних органів супроводжувалися істотними змінами вмісту як вільних, так і зв'язаних цитокінінів в окремих частинах рослини. Для вегетативних органів (листки, корені, міжвузля) було характерно поступове зниження рівня цитокінінів, що, є ознакою зрілих тканин і супроводжує вікові зміни у рослин [5]. Дійсно, після виходу волоті ріст стебла і листків кукурудзи практично припиняється [8], що, очевидно, пов'язане з початком їх старіння.

Раніше було показано наявність концентраційного градієнта зеатину та зеатинрибозиду вздовж стебла кукурудзи (вміст цитокінінів падав у базипетальному напрямку у 10 разів; верхні, тобто більш молоді, міжвузля містили більше гормонів, ніж старі), а також градієнт цитокінінів у кожному окремому міжвузлі [22]. Це, найімовірніше, пов'язано з мітотичною активністю меристеми. Як відомо, великий вміст цитокінінів характерний саме для тканин з високим мітотичним індексом, де ці гормони виступають регуляторами клітинного циклу [5]. На жаль, досі не встановлено, чи здатні інтеркалярні меристеми стебла кукурудзи синтезувати цитокініни і чи можуть вони таким чином продукувати пул цитокінінів, який надходить в генеративні органи. Отримані нами дані вказують на таку можливість, оскільки вміст зеатину в міжвузлях в декілька разів перевищував вміст зеатинрибозиду. У рослин з апікальним типом росту для стебла характерним є протилежне співвідношення цих форм. Це було одним з непрямих доказів того, що зеатинрибозид є метаболітом, у формі якого цитокініни рухаються по стеблу від коренів з ксилемним потоком [20]. Проте, якщо припустити можливість утво-

рення цитокінінів *de novo* в інтеркалярних меристемах кожного міжвузля, стає пояснюваною більш висока концентрація в них зеатину, який є одним з первинних продуктів синтезу цитокінінів [7].

Вважається, що основним інструментом регуляції рівня цитокінінів у кукурудзи є фермент цитокініноксидаза, який відповідає за їх деградацію, і активністю якого визначається розвиток вегетативних органів [15]. Як показали наші дослідження, вегетативні і репродуктивні органи кукурудзи містять значну кількість зв'язаної форми цитокінінів – зеатинглюкозиду, яка суттєво змінюється протягом вегетації. Це означає, що вміст ендогенних цитокінінів залежить і від активності інших ферментів, а саме глюкозилтрансфераз та глюкозидаз, які каталізують, відповідно, синтез і розпад глюкозильних форм, і таким чином нівелюють надлишок синтезованих *de novo* вільних цитокінінів, чи, навпаки, підвищують їх вміст за рахунок гідролізу зв'язаних.

Паралельно зі зниженням рівня цитокінінів у вегетативних органах кукурудзи відбувається його збільшення у генеративних. У більшості рослин утворення флоральної меристеми стимулюється або довжиною дня, або віковими змінами залежно від фотоперіодичної чутливості [11]. В обох випадках це пов'язане з коливаннями рівнів цитокінінів. Конуси наростання генеративних органів можна розрізнити ще в зародку зернівки кукурудзи, і для розвитку волоті та качана не потрібна флоральна стимуляція, хоча його швидкість залежить від довжини дня, особливо на початкових етапах органогенезу [8]. Встановлено, що у фотоперіодично залежних рослин закладання і розвиток генеративних органів супроводжується підвищенням вмісту цитокінінів в апексах [25]. Нами також виявлено, що в качані та волоті поступово підвищується вміст зеатину та зеатинрибозиду, хоча кількість останнього залишається

УЧАСТЬ ЦИТОКІНІНІВ

значно меншою у волоті. Крім того, в качані на початкових етапах розвитку рослин було визначено досить велику концентрацію зеатинглюкозиду. На думку Берньє, дія цитокінінів у репродукційному процесі залежить від певної концентрації, а будь-які відхилення та супероптимальні дози спричинюють інгібіторний ефект [12]. Отже, можна припустити, що у кукурудзи закладання генеративних органів не потребує великої кількості цитокінінів, а підвищення її в процесі розвитку вказує на посилення регуляторної ролі цих гормонів при переході до цвітіння.

Встановлено, що кількаразове підвищення вмісту зеатину і зеатинрибозиду у зав'язях пшениці в період активізації яйцеклітини та її запліднення, найвірогідніше, відбувається за рахунок гормонів, які надходять від материнської рослини [3]. Нами виявлено, що збільшення вмісту цитокінінів у генеративних органах не супроводжувалося його підвищенням у коренях і нижніх міжвузлях. Це вказує на ймовірність того, що у кукурудзи репродуктивні органи повністю або частково забезпечуються цитокінінами автономно, за рахунок синтезу *in situ*.

Таким чином, результати аналізу динаміки цитокінінів в органах кукурудзи показали, що в процесі репродукції відбувається суттєвий перерозподіл цих гормонів між органами рослини, а також спостерігаються зміни у співвідношеннях активних і зв'язаних форм. На відміну від рослин квасолі з апікальним типом росту, репродуктивні органи кукурудзи, ймовірно, більш незалежні від постачання цитокінінами з коренів материнської рослини і набувають здатності до автономного їх продукування у процесі розвитку. Високі рівні зеатину і зеатинрибозиду, притаманні як вегетативним, так і репродуктивним органам в період їх інтенсивного росту і розвитку, вказують на посилення в цей період індукції експресії генів, сигналом для яких є цитокініни, і активацію синтезу білків, що кодуються цими генами. Відповідне посилення метаболізму є необхідним фактором для забезпечення інтенсивного росту і розвитку рослини.

ЛІТЕРАТУРА

1. Васюк В.А., Веденичева Н.П., Генералова В.М. та ін. Фітогормони осьових органів проростків кукурудзи в гетеротрофний період росту // Укр. ботан. журн. – 2006. – Т. 63, № 6. – С. 829-836.
2. Веденичева Н.П., Мусатенко Л.И. Цитокинины в семенах при созревании и прорастании // Физиология и биохимия культ. растений. – 1990. – Т. 22, № 4. – С. 327-335.
3. Гусаковская М.А., Блинцов А.Н. Пространственно-временное распределение содержания зеатина и зеатинрибозидов в период активности яйцеклетки в завязях растений с половым и апомиктическим типами репродукции // Физиология растений. – 2004. – Т. 51, № 2. – С. 249-255.
4. Гусаковская М.А., Блинцов А.Н. Пространственное и временное распределение свободной и связанной форм АБК в завязях пшеницы и одуванчика в период активности яйцеклетки // Физиология растений. – 2006. – Т. 53, № 3. – С. 397-401.
5. Иванова А.Б., Анцыгина Л.Л., Ярин А.Ю. Современные аспекты изучения фитогормонов. Цитокинины // Цитология. – 2001. – Т. 43, № 6. – С. 537-543.
6. Крекуле Я., Суйдлова Ф., Опартна Я. Корреляция органов и цветение // Гормональная регуляция онтогенеза растений. – М.: Наука, 1984. – С. 157-169.
7. Кулаева О.Н., Кузнецов В.В. Новейшие достижения и перспективы в области изучения цитокининов // Физиология растений. – 2002. – Т. 49, № 4. – С. 626-640.
8. Куперман Ф.М., Ржанова Е.И., Мурашов В.В. и др. Биология развития культурных растений. – М.: Высшая школа, 1982. – 343 с.
9. Мусатенко Л.И., Веденичева Н.П., Васюк В.А. и др. Комплекс фитогормонов в проростках различных по устойчивости к повышенным температурам гибридов кукурузы // Физиология растений. – 2003. – Т. 50, № 4. – С. 499-504.
10. Негрецкий В.А. Роль цитокининов в зацветании растений на примере формирования физиологического градиента цветения у фотопериодически нейтрального табака Трапезонд // Доп. НАН України. – 2002. – № 4. – С. 182-186.
11. Чайлахян М.Х. Регуляция цветения высших растений // Гормональная регуляция онтогенеза растений. – М.: Наука, 1984. – С. 9-28.
12. Bernier G., Kinet J.-M., Sachs R.M. The physiology of flowering. – Boca Raton (Fla): CRC Press, 1981, V. II. – 231 p.
13. Bernier G., Corbesier L., Perilleux C. The flowering processes: on the track of controlling factors in *Sinapis alba* // Физиология растений. – 2002. – Т. 49, № 3. – С. 445-450.
14. Beveridge C.A., Murfet I.C., Kerhoas L. et al. The shoot controls zeatin riboside export from pea

- roots: evidence from the branching mutant *rms 4* // Plant J. – 1997. – V. 11, № 2. – P. 339-345.
15. *Brugière N., Jiao Sh., Hantke S. et al.* Cytokinin oxidase gene expression in maize is localized to the vasculature, and is induced by cytokinins, abscisic acid and abiotic stress // Plant Physiol. – 2003. – V. 132, № 3. – P. 1228-1240.
 16. *Carlson D.R., Dyer D.J., Cotteman C.D., Durley R.C.* The physiological basis for cytokinin induced increase in pod set in IX93-100 soybeans // Plant Physiol. – 1987. – V. 84, № 1. – P. 233-239.
 17. *Davey J.E., Van Staden J.* Cytokinin translocation: changes in zeatin and zeatin riboside levels in the root exudate of tomato plants during their development // Planta. – 1976. – V. 130, № 1. – P. 69-72.
 18. *Dewitte W., Chiappetta A., Azmi A., Witters A. et al.* Dynamics of cytokinins in apical shoot meristem of a day-neutral tobacco during floral transition and flower formation // Plant Physiol. – 1999. – V. 119, № 1. – P. 111-121.
 19. *Dielen V., Lecouvet V., Dupont S., Kinet J.-M.* In vitro control of floral transition in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.), the model for autonomously flowering plants, using the late flowering *uniflora* mutant // J. Exp. Bot. – 2001. – V. 52, № 4. – P. 715-723.
 20. *Dodd I.C., Beveridge C.A.* Xylem-borne cytokinins: still in search of a role? // J. Exp. Bot. – 2006. – V. 57, № 1. – P. 1-4.
 21. *Hammerton R.D., Nicander B., Tillberg E.* Identification of some major cytokinins in *Phaseolus vulgaris* and their distribution // Physiol. Plant. – 1996. – V. 96, № 1. – P. 77-84.
 22. *Hansen C.E., Wenzler H., Meins F. Jr.* Concentration gradient of *trans*-zeatin riboside and *trans*-zeatin in the maize stem // Plant Physiol. – 1984. – V. 75. – P. 959-963.
 23. *Jacqumard A., Detry N., Dewitte W. et al.* In situ localization of cytokinins in the shoot apical meristem of *Sinapis alba* at floral transition // Planta. – 2002. – V. 214, № 8. – P. 970-973.
 24. *Kinet J.-M., Lejeune P., Bernier G.* Shoot-root interaction during floral transition: a possible role for cytokinins // Environmental and Experimental Botany. – 1993. – V. 33, № 3. – P. 459-469.
 25. *Macháková I., Krekule J., Eder J. et al.* Cytokinins in photoperiodic induction of flowering in *Chenopodium* species // Physiol. Plant. – 1993. – V. 87, № 1. – P.160-166.
 26. *McCabe M.S., Garratt L.C., Schepers F. et al.* Effects of PSAG12-*IPT* gene expression on development and senescence in transgenic lettuce // Plant Physiol. – 2001. – V. 127, № 4. – P. 505-516.
 27. *Summons R.E., Letham D.S., Gollnow B.I. et al.* Cytokinin translocation and metabolism in species of the Leguminosae: studies in relation to shoot and nodule development // Metabolism and molecular activities of cytokinins / Ed. by J. Guern, C. Péaud-Lenoël. – Berlin: Springer-Verlag, 1981. – P. 69-79.
 28. *Taylor N.J., Light M.E., Van Staden J.* In vitro flowering of *Kniphofia leucocephala*: influence of cytokinins // Plant Cell, Tissue and Organ Culture. – 2005. – V. 83, № 3. – P. 327-333.
 29. *Van Staden J., Davey J.E.* The synthesis, transport and metabolism of endogenous cytokinins // Plant, Cell and Environment. – 1979. – № 2. – P. 93-100.
 30. *Vedenicheva N., Vizarova G., Musatenko L.* Cytokinins of maturing and germinating french bean seeds // Biologia. – 1991. – V. 46, № 1. – P. 23-30.
 31. *Werner T., Motyka V., Strnad M., Schmülling T.* Regulation of plant growth by cytokinin // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2001. – V. 98. – P. 10487-10492.

Надійшла до редакції
10.10.2008 р.

**CYTOKININS PARTICIPATION IN FORMATION
OF REPRODUCTIVE ORGANS OF PLANTS
WITH DIFFERENT GROWTH TYPES**

N. P. Vedenicheva, L. I. Musatenko

*M.G. Kholodny Institute of Botany
of the National Academy of Sciences of Ukraine
(Kyiv, Ukraine)*

Cytokinins localization and dynamics in *Phaseolus vulgaris* L. and *Zea mays* L. vegetative and generative organs at the beginning of reproductive development weres studied. It can be assumed

УЧАСТЬ ЦИТОКИНИНІВ

that increase in active cytokinins concentration in *Ph. vulgaris* flowers was a result of their transport from roots and was connected with seeds and fruits setting. The possibility of partly or completely autonomous cytokinins biosynthesis in *Z. mays* reproductive organs was shown.

Key words: *Phaseolus vulgaris L., Zea mays L., cytokinins, morphogenesis, organs, reproductive development, flowering*

УЧАСТИЕ ЦИТОКИНИНОВ В ФОРМИРОВАНИИ РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ РАСТЕНИЙ С РАЗЛИЧНЫМ ТИПОМ РОСТА

Н. П. Веденичева, Л. И. Мусатенко

*Институт ботаники им. Н.Г. Холодного
Национальной академии наук Украины
(Киев, Украина)*

Изучены локализация и динамика эндогенных цитокининов в вегетативных и генеративных органах фасоли и кукурузы в начальный период репродуктивного развития. Предполагается, что увеличение концентрации активных форм цитокининов в цветках фасоли после опыления происходит за счет транспорта из корней и связано с процессом закладки семян. У кукурузы показана возможность автономного (полного или частичного) синтеза цитокининов в репродуктивных органах.

Ключевые слова: *Phaseolus vulgaris L., Zea mays L., цитокинины, морфогенез, органы, репродуктивное развитие, цветение*