Հայկական ՍՍՀ գիտությունների ակադեմիա, Հայաստանի կենսաբանական հանդես
Академия наук Армянской ССР, Биологический журнал Армении
Academy of Sciences of the Armenian SSR, Biological Journal of Armenia
т. 41, № 10, 1988

ՀՈԴՎԱԾՆԵՐ · СТАТЬИ

Биолог. ж. Армении, т. 41, № 10, 1988 г. УДК 581.193

БАЛАНС ЦИТОКИНИНОВ В КОРНЯХ И ЛИСТЬЯХ РАСТЕНИЙ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УРОВНЯ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

В. О. КАЗАРЯН, Т. С. ДАНИЕЛЯН, А. В. АРУСТАМЯН

Институт ботаники АН АрмССР, Ереван

Показано, что у древесных, кустарниковых и травянистых растений при изменении уровня минерального питания меняется баланс эндогенных цитокининов; при слабых концентрациях питательного раствора в листьях снижается активность фитогормонов, а в корнях—она возрастает, что способствует усилению роста корней как активной приспособительной реакции, направленной на преодоление недостаточности питания. Наиболее чувствительным к дефициту минеральных элементов оказались травянистые виды, обладающие повышенным уровнем корне-листовой интеграции, обуславливающей возникновение и закрепление у них новых адаптивных свойств.

Ցույց է տրվել, որ ծառային, թփային և խոտաբույսերի մոտ էնդոգեն ցիտոկինինների բալանսը կախված է հանքային սննդառության մակարդակից. սննդարար լուծույթի ցածր կոնցենտրացիաների դեպքում տերևներում ֆիտոհորմոնների ակտիվությունը նվազում է, իսկ արմատներում՝ բարձրանում, ինչի հետևանքով արմատների աճը ուժեղանում է, որը հանդիսանում է սննդառության անբավարարության հաղթահարմանն ուղղված ադապտիվ ռեակցիա։ Ծառաթփային կենսաձևերի մեջ խոտաբույսերը ավելի բարձր զգայունություն ունեն հանքային կենսատարրերի պակասության նկատմամբ և բնորոշվում են արմատ-տերևային ինտեգրացիայի բարձր մակարդակով, որը նպաստում է նոր ադապտիվ հատկությունների առաջացմանը և ամրացմանը։

It has been shown that in the roots and leaves of woody, shrubby and grassy plants the balance of endogenic cytokinins changes in relation to the change of mineral nutrition's level; in case of low concentrations the activity of phytohormones decreases in the leaves, whereas in the roots-increases, which strengthens the growth of roots as an active adaptive reaction, directed to the overcoming of nutrition insufficiency. The grassy plants, which have higher level of root-leaf integration, causing the appearance and fixing of new adaptive properties in them, are more sensitive to the mineral elements deficit.

Эволюционная трансформация покрытосеменных от древесных к травам [9—11] осуществлялась путем адаптации растений к аридным, высокогорным и арктическим условиям. В результате усовершенствовались как структурная организация, так и регуляторные механизмы процессов жизнедеятельности растения, что привело к усилению синтеза хлорофилла, активации фотосинтеза, транспирации, поглотительной и метаболической деятельности корней и т. д. [3]. Параллельно с этим повышалась чувствительность и восприимчивость растений к факторам среды: свету, влажности, фотопериодическому режиму, минеральному питанию и т. д. Показано, например, что при воздействии на надземные органы света различной интенсивности и продолжительности в растениях изменяется баланс стимуляторов и ингибиторов и цитокининов, особенно у травянистых форм [1, 2].

Хотя свет воспринимается главным образом листовой поверхностью, через обменные реакции он воздействует на жизнедеятельность корневой системы, усиливая ее рост и функционирование, и тем самым синтез цитокининов [4, 13]. Отсюда следует, что элементы минерального питания, поглощаемые корнями, способны, вероятно, оказать более заметное влияние на образование указанных фитогормонов. В этой связи отмечено повышение активности цитокининов в корнях пшеницы, выращенной в условиях высокого уровня минерального питания [5]. При исключении азота из питательной среды цитокининовая активность в корнях и побегах батата повышается [14], а в листьях березы, наоборот, снижается [12]. Удобрение азотом виноградной лозы вызывает резкое возрастание концентрации этих фитогормонов в ксилемном соке [15].

Эти исследования наглядно свидетельствуют о влиянии доз минеральных элементов на цитокининовую активность отдельных органов растений. Однако мы не располагаем данными о зависимости между уровнем минерального питания и образованием цитокининов в корнях растений, различающихся эволюционной подвинутостью. Исходя из высокой чувствительности травянистых растений к факторам внешней среды, можно предположить существование различий в активности синтеза цитокининов в корнях у древесных, кустарниковых и травянистых растений при их выращивании в идентичных условиях минерального питания. В этой связи поставленная перед нами задача заключалась не только в изучении влияния различных доз минеральных элементов на гормональный баланс растений, но и в сравнении между собой реакций корней и листьев представителей указанных жизненных форм покрытосеменных при изменении этого внешнего фактора, что может в определенной мере служить критерием их эволюционной подвинутости.

Материал и методика. В качестве объектов исследований служили следующие растения: древесные—клен ясенелистный (*Acer negundo* L.), дуб летний (*Quercus robur* L.), каштан конский обыкновенный (*Aesculus hippocastanum* L.), ясень ценоли-

ясенем (*Fraxinus pensylvanica L.*); кустарниковые — пузырник калинолистный (*Physocarpus opulifolius L. Maxim.*), айва японская (*Cydonia japonica L.*), сирень обыкновенная (*Syringa vulgaris L.*), шиповник обыкновенный (*Rosa canina L.*), травянистые — тысячелистник (*Achillea millefolium L.*) полынь (*Artemisia vulgaris L.*), шток-роза (*Alcea rugosa Alef.*), лютик (*Ranunculus acris L.*).

Использовали однолетние сеянцы деревьев и кустарников из питомника Ботанического сада, пересаженные в 5-литровые сосуды Кирсанова с просеянным и промытым речным песком. Травянистые виды пророщивали из семян. До достижения растениями приблизительно одинаковой высоты и вегетативной мощности их ежедневно поливали равным количеством питательного раствора Кнопа. Перед началом проведения опыта для исключения воздействия применявшегося питательного раствора растения в течение трех дней поливали дистиллированной водой. Затем все растения делили на 3 группы, в каждую из которых входило равное число древесных, кустарниковых и травянистых видов, и в течение пяти дней поливали одинаковым количеством раствора Кнопа разной концентрации: I группа — контроль, полив полным раствором Кнопа; II группа — полив раствором Кнопа, разбавленным вдвое (50% раствор), III группа — полив раствором Кнопа, разбавленным в 4 раза (25% раствор). Повторность сосудов по вариантам 5—7-кратная, в каждом сосуде было по 3—4 растения. Через 5 дней корни и листья контрольных и опытных растений были подвергнуты лиофильной сушке. Определение активности цитокининов проводили по методике, описанной ранее [1]. Поскольку изменение активности цитокининов в зависимости от дозы минеральных элементов для каждой жизненной формы носило достаточно закономерный характер, нами приводятся гистограмма лишь для одного наиболее характерного представителя этих форм.

Результаты и обсуждение. Полученные данные показали, что гормоны цитокининового типа, содержащиеся в корнях и листьях одновозрастных деревцев ясеня, клена, дуба и каштана, обладают высокой биологической активностью. Полив растений питательной смесью слабой концентрации вызвал определенные, хотя и не очень выраженные, сдвиги в активности цитокининов. В корнях растений, получавших 50- и 25%-ный раствор, было обнаружено некоторое повышение актив-

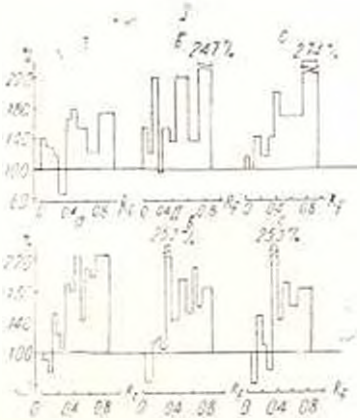

Рис. 1. Активность цитокининов в корнях (I) и листьях (II) клена при изменении уровня минерального питания: а — контроль; в — 50%-ный раствор Кнопа; с — 25%-ный раствор Кнопа.

ности цитокининов, особенно существенное у клена (рис. 1, I *в*, с). В листьях же древесных растений не удалось выявить закономерных изменений активности фитогормонов в зависимости от концентрации питательного раствора. Если в листьях ясеня и дуба при слабых концентрациях питательного раствора суммарная активность цитокининов несколько снижалась, а в листьях каштана почти не менялась, то в листьях клена (рис. 1, *II в*, с) в определенных зонах (Rf 0,3—0,4) она

даже возрастала на фоне падения общей суммарной активности этих гормонов.

Более четкая картина была обнаружена в корнях и листьях кустарниковых. В корнях представителей этой жизненной формы наблюдалось существенное возрастание активности цитокининов в опытных вариантах, наиболее заметное при поливе 25%-ным раствором Кнопа. Наиболее чувствительными к изменению концентрации питательного раствора оказались корни шиповника, в которых суммарная активность цитокининов в первом опытном варианте повысилась на 87,4%, во втором — на 105,2% (рис. 2, *I в, с*). В листьях этих растений была выявлена диаметрально противоположная закономерность: наивысшие значения цитокининовой активности были обнаружены у растений контрольного варианта, выращенных на полной питательной смеси. Примечательно, что наибольшие различия в суммарной активности цитокининов в листьях между контрольными и опытными вариантами зафиксированы также у шиповника (рис. 2, *II*). Эти данные свидетельствуют о том, что реакция надземных органов кустарников на изменение факторов корнеобитаемой среды обусловлена и интегрирована процессами, протекающими в корневой системе.

Что касается травянистых форм, то, как и у кустарников, в корнях этих растений на полном питательном растворе, по сравнению с опытными вариантами, активность цитокининов наименьшая, в то время как в листьях — наибольшая. Сильнее всего на изменение концентрации питательного раствора реагировали корни тысячелетника, у которого в первом опытном варианте возрастание суммарной активности цитокининов составило 119,6%, во втором — 188% (рис. 3, *I в, с*). Листья этого растения также оказались наиболее чувствительными к изменениям в корнеобитаемой среде: суммарная активность цитокининов в них снизилась на 50,7 и 73,3% в зависимости от концентрации питательного раствора (рис. 3, *II в, с*).

Таким образом, снижение концентрации минеральных элементов в подземной сфере приводит к изменениям баланса цитокининов у растений в целом так, что наибольшее их содержание выявляется в корневой системе, причем это явление резче всего проявляется у травянистых форм. Из литературных данных известно [6, 7], что при недостатке отдельных элементов (в частности, азота) в корнеобитаемой среде корневая система сначала (первые 5—10 дней голодания) растет быстрее побегов, и в результате масса корней преобладает над массой побегов. Такая реакция связана с активным перемещением ассимилятов из надземных органов к корням для усиления их роста и использования недостающих элементов из других почвенных горизонтов. Направленное движение этих веществ из побегов в корни при низком уровне минерального питания обусловлено повышением отношения цитокининов корней к цитокининам побегов [6, 7]. Установлено также, что при экзогенном воздействии на корни кинетин уменьшает экспортируемую часть азота и усиливает его включение в состав корневых метаболитов [8].

Полученные результаты дают основание заключить, что повышенный уровень цитокининов в корнях на низком фоне минерального питания способствует возрастанию их аттрагирующей способности и мобилизации трофических веществ надземных органов для обеспечения усиленного роста корней как активной приспособительной реакции, на-

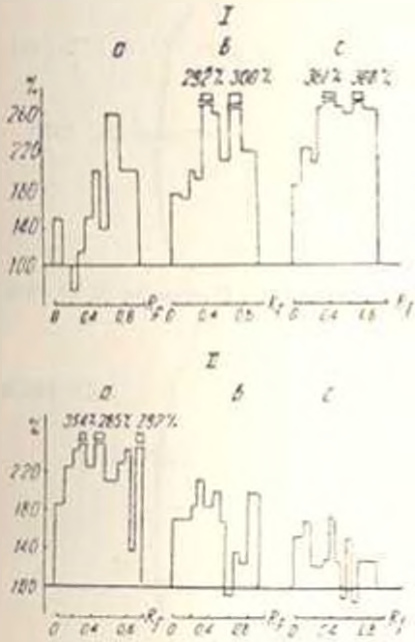

Рис. 2.

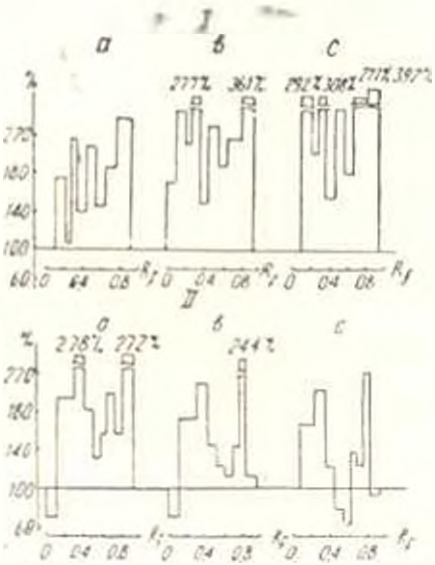

Рис. 3.

Рис. 2. Активность цитокининов в корнях (I) и листьях (II) шиповника при изменении уровня минерального питания. а—контроль; в—50%-ный раствор Кнопа; с—25%-ный раствор Кнопа.

Рис. 3. Активность цитокининов в корнях (I) и листьях (II) тысячелистника при изменении уровня минерального питания. а—контроль; в—50%-ный раствор Кнопа, с—25%-ный раствор Кнопа.

правленной на преодоление недостаточности питания. Далее, наиболее чувствительными к дефициту минеральных элементов являются травянистые, затем кустарниковые виды, что свидетельствует о существенном усилении влияния подземной сферы на надземную в ряду жизненных форм от древесных к травам. Иными словами, процесс адаптации растений к неблагоприятным условиям существования, осуществляющийся путем перестройки гормонального баланса во всех органах, протекает у травянистых видов значительно быстрее и активнее. В результате они реагируют на внешние воздействия как высокочувствительная целостная система, обладающая повышенным уровнем корне-листовой интеграции, что и обуславливает возникновение и закрепление у них новых адаптивных свойств.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Казарян В. О., Даниелян Т. С., Арустамян А. В.* Биолог. ж. Армении. 38, 6, 482, 1985.
2. *Казарян В. О., Даниелян Т. С., Арустамян А. В.* Докл. АрмССР, 82, 1, 188, 1986.

3. *Казарян В. О., Михаелян Г. В.* Докл. АрмССР, 85, 1, 1978.
4. *Кулаева О. Н.* Цитокинины, их структура и функция. М., 1973.
5. *Любарская Н. Г.* В сб.: Регуляторы роста и развития растений. Тез. докл. I Всесоюзн. конф., 75, М., 1981.
6. *Мардалиев А. А.* Взаимоотношение корней и побегов растений, выращенных в различных условиях азотного питания, и роль цитокининов в этом процессе. Баку, 1981.
7. *Мардиев А. А.* Физиол. раст., 32, 6, 1120, 1982.
8. *Пижко В. Ф., Приходько Н. В.* Физиол. и биохим. культ. раст., 16, 6, 577, 1984.
9. *Проханов Я. И.* Тр. МОИП, 13, 111, 1965.
10. *Серебряков И. Г.* Бюлл. МОИП, т. 3, 71, 1955.
11. *Тахтаджян А. Л.* Происхождение и расселение цветковых растений. Л., 1970.
12. *Darrall N. M., Wareing P. F.* J. Exp. Bot., 32, 127, 369, 1981.
13. *Mothes K., Engelbrecht L.* Life Sci., 11, 945, 1961.
14. *Perez D.* [illegible], 14, 3, 317, 1984.
15. *Zelleke A., Kliewer W. M.* Vitis, 20, 93, 1981.

Поступило 30.VI 1988 г.

Биолог. ж. Армении, т. 41, № 10, 1988 г. УДК 582.282

ДВА НОВЫХ ВИДА РОДА *LEVEILLULA* ARNAUD ИЗ АРМЕНИИ И УКРАИНЫ

В. П. ГЕЛЮТА, С. А. СИМОНЯН

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР, Киев
Институт ботаники АН АрмССР, Ереван

На основании морфологических особенностей первичных конидий из *Leveillula taurica* s. l. выделен новый вид *L. contractirostris* Gel. et Sim. sp. nov., паразитирующий на представителях семейства *Malvaceae*. Для второго нового вида *L. helichrysi* Gel. et Sim. sp. nov. характерны слабо вдавленные плодовые тела. Он является паразитом *Helichrysum arenarium* (L.) DC.

[illegible] *Leveillula taurica* s. l. [illegible] *L. contractirostris* Gel. et Sim. sp. nov., [illegible] *Malvaceae* [illegible] *L. helichrysi* Gel. et Sim. sp. nov., [illegible] *Helichrysum arenarium* (L.) DC.-ի [illegible]

Basing on the morphology of the primary conidia from *Leveillula taurica* s. l. a new species *L. contractirostris* Gel. et Sim. sp. nov., parasite of representatives of the family *Malvaceae*, is separated. Faintly pressed cleistothecia are distinctive for the second new species *L. helichrysi* Gel. et Sim. sp. nov. parasite of *Helichrysum arenarium* (L.) DC.

Микофлора Армении, Украины—род Leveillula—новые виды

В одной из наших работ [4] даны рисунки «средних конидий», 21 образца *Leveillula taurica* s. l., из которых видно, что материал, собранный на *Alcea taurica* Iljin (=A. rugosa p. p.) в Крыму, может быть легко идентифицирован по морфологии первичной конидии, а именно по очень острому, резко оттянутому носику (рис. 1—2). Исследование дополнительных материалов из Армении на *A. rugosa* Alef.