

BOŻENA BORKOWSKA

**UDZIAŁ KWASU ABCYSYNOWEGO (ABA) W SPOCZYNKU PĄKÓW  
ROŚLIN DRZEWIASTYCH**

W rocznym cyklu rozwojowym większości roślin drzewiastych występuje okres spoczynku (Borkowska 1979). Jest on związany z formowaniem pąków spoczynkowych, które pozostają nierozwinięte przez różny okres czasu. Tworzenie pąków spoczynkowych odbywa się w okresie letnim lub wczesnojesiennym, kiedy warunki zewnętrzne są sprzyjające do kontynuowania wzrostu. Świadczy to o istnieniu „wewnętrznego bloku”, który uniemożliwia wzrost nawet w sprzyjających warunkach otoczenia. Wraz z rozwojem badań nad hormonami roślinnymi, mechanizm spoczynku pąków próbowano wyjaśnić przy pomocy teorii o hormonalnej regulacji wzrostu i rozwoju. Zgodnie z tą teorią brak zdolności pąków do rozwoju może być warunkowany zarówno wysokim stężeniem inhibitorów wzrostu, jak również brakiem lub niskim stężeniem stymulatorów wzrostu (auksyn, giberelin, cytokinin) Wareing, Phillips (1973). Pierwsza możliwość została po raz pierwszy zasugerowana przez Hemberga (1949). Autor ten wykazał, że ekstrakt ze śpiących pąków wiesionu (*Fraxinus excelsior*) zawiera substancje, które w teście koleoptyle owsa wykazują cechy inhibitora wzrostu. Hemberg uznał to za dowód, że obecność inhibitorów wzrostu jest cechą charakterystyczną pąków śpiących i że są one odpowiedzialne za brak rozwoju. Hipoteza Hemberga znalazła licznych zwolenników, którzy w sposób szczegółowy zaczęli badać rolę inhibitorów w spoczynku.

Prace mające na celu określenie zawartości endogennych inhibitorów w pąkach różnych roślin drzewiastych doprowadziły do wyizolowania w laboratorium Wareinga z liści i pąków platanu (*Acer pseudoplatanus*) inhibitora, który został nazwany dorminą. W toku dalszych badań okazało się, że dormina jest identyczna z substancją wyizolowaną z owoców bawełny przez Addicota (Conforth i in. 1965). Związek ten został nazwany kwasem abscysynowym (ABA).

Od tego czasu badania prowadzone nad spoczynkiem koncentrują się nad określeniem roli ABA w indukcji i przebiegu spoczynku. W wielu doświadczeniach stwierdzono, że zmiany w zawartości endogennego ABA przebiegają równoległe do zmian w głębokości spoczynku pąków. Badania wykonane na pąkach jabłoni

przez Seeleya (1971) wskazują, że zawartość ABA w przeliczeniu na jeden pąk wzrasta w okresie od uformowania pąka spoczynkowego do połowy października, następnie obniża się. W okresie pęknięcia pąków poziom kwasu abscysynowego jest niski. Wyniki Harrisona i Saundersa (1975) z doświadczeń prowadzonych na pąkach brzozy, Wrighta (1975) na pąkach porzeczek czarnej i buka, oraz Correa i wsp. (1975) na pąkach brzoskwini wskazują, że również u tych roślin zawartość ABA obniża się od września do marca. Podobna zależność została stwierdzona przez Emmersona i Powella (1978), Diringa i Bachmana (1975) dla pąków winorośli.

Z cytowanych prac wynika, że w pąkach różnych gatunków roślin występuje wzrost poziomu ABA w ciągu lata i we wczesnym okresie opadania liści, a następnie w okresie jesieni i zimy obniża się. Takie zmiany zawartości ABA sugerowały, że wzrost poziomu kwasu abscysynowego w pąkach jest związany z pogłębianiem się spoczynku, natomiast wychodzeniu pąków ze spoczynku towarzyszy zanik ABA. Trzeba jednak zdać sobie sprawę, że żadne z cytowanych doświadczeń, nie było wykonane w kontrolowanych warunkach i nie określano zmian w poziomie ABA równoległe w pąkach chłodzonych (o ustępującym spoczynku) i niechłodzonych (gdy spoczynek nie ustępuje). W związku z tym powstały dwa pytania, na które szuka się obecnie odpowiedzi: czy wzrost poziomu ABA w pąkach, w okresie letnim i wczesnojesiennym jest związany z pogłębianiem się spoczynku, i czy spadek zawartości ABA w okresie późnojesiennym i zimowym jest wynikiem działania niskiej temperatury oraz czy jest związany z ustępowaniem spoczynku.

Dokładne przeanalizowanie wyników otrzymanych przez Seeleya (1971) oraz Alvima i in. (1976) wskazuje, że autorzy stwierdzili obniżanie się zawartości ABA w pąkach jeszcze przed nadejściem chłódów. Jest to pierwsza sugestia poddająca w wątpliwość związek pomiędzy niską temperaturą powodującą ustępowanie spoczynku a obniżaniem się poziomu ABA w pąkach. Precyzyjne doświadczenia na ten temat zostały wykonane przez Mielke i Dennisa (1978). Autorzy ci określali zawartość kwasu abscysynowego w pąkach wiśni (*Prunus cerasus*) pobieranych z drzewek trzymanyh w warunkach kontrolowanych w temperaturze  $+22^{\circ}$  i  $+4^{\circ}$ C, oraz w pąkach pobieranych z drzew rosnących w sadzie, w warunkach naturalnych. Otrzymane wyniki wskazują, że poziom ABA w pąkach obniża się niezależnie od temperatury, w jakiej przebywały drzewka. Otrzymane wyniki wskazują również, że maksimum zawartości ABA obserwowane w okresie jesiennym jest związane raczej ze starzeniem się i opadaniem liści niż ze stadium spoczynku pąków.

Interesujący układ doświadczenia zastosowali Perry i Hellmers (1973). Autorzy ci określali zawartość ABA w pąkach i liściach dwóch form klonu czerwonego (*Acer rubrum*) różniących się przechodzeniem okresu spoczynku. Klon czerwony rosnący w ciepłym klimacie (Florida, USA) nie przechodzi fazy spoczynku głębokiego. Klon czerwony rosnący na północy (stan Massachusetts, USA) w swoim cyklu rozwojowym przechodzi przez okres spoczynku głębokiego, który ustępuje dopiero po okresie niskiej temperatury. Zawartość ABA określana była w obydwu typach klonu, rosnących zarówno w naturalnych stanowiskach jak i w jednakowych

warunkach kontrolowanych. Otrzymane wyniki wskazują, że poziom kwasu absycynowego zmienił się niezależnie od typu klonu i od warunków w jakich przebywały drzewka.

Wyniki podobne do omówionych otrzymali również Borkowska i Powell (nieopublikowane). Autorzy analizowali wegetatywne pąki jabłoni pobierane z drzewek trzymany w cieplej szklarni oraz w temp.  $+4^{\circ}\text{C}$ . Stwierdzono, że zmiany w poziomie endogennego ABA przebiegały podobnie w pąkach chłodzonych i niechłodzonych. Jedynie w okresie pierwszych trzech tygodni trwania doświadczenia zawartość ABA była istotnie wyższa w pąkach chłodzonych niż w niechłodzonych (!). Wydaje się, że ta różnica może być wynikiem stresu wywołanego przeniesieniem drzewek do niskiej temperatury.

Równoległe z doświadczeniami prowadzonymi nad określaniem zawartości endogennego ABA w pąkach, badane są efekty wywoływane przez egzogenny kwas absycynowy podawany na rośliny znajdujące się w różnym stadium rozwoju i spoczynku. W doświadczeniach tych wychodzi się z założenia, że reakcja roślin na egzogenny ABA może być dobrym testem, który pomoże sprecyzować rolę tego inhibitora w spoczynku.

El-Antably i in. (1967) i Eagles, Wareing (1964) wykazali na siewkach kilku roślin drzewiastych, że stałe traktowanie ich kwasem absycynowym powoduje zatrzymanie wzrostu i tworzenie pąków spoczynkowych. W późniejszych latach wielokrotnie potwierdzono na różnych roślinach, że ABA hamuje lub opóźnia wybijanie pąków. Dokładne badania wykazały jednak (Powell 1975, Borkowska nieopublikowane), że kwas absycynowy wykazuje cechy silnego inhibitora wtedy, gdy jest stosowany na pąki śpiące lub rośliny o słabym wzroście. ABA stosowany na pąki pękające lub tuż przed ich pękaniem nie hamuje wzrostu, nawet w wysokich stężeniach.

Interpretacja wyników otrzymywanych na całym drzewku jest trudna, ponieważ drzewo jest skomplikowanym systemem w którym liczne czynniki współdziałające ze sobą nie pozwalają na obserwowanie wyłącznie efektu kwasu absycynowego. W celu otrzymania bardziej jednoznacznych wyników wprowadzono do badań metodę kultur *in vitro* (De Maggio, Freeberg 1969, Dutcher, Powell 1972, Altman, Goren 1974). Metoda ta pozwala na hodowanie w warunkach kontrolowanych pojedynczych pąków, które nie podlegają korelacjom z innymi częściami rośliny.

Szereg doświadczeń mających na celu określenie reakcji izolowanych pąków jabłoni na ABA zostało wykonanych przez Powella i wsp. na Cornell University, USA. Stwierdzono, że kwas absycynowy obecny w pożywce hamuje rozwój pąków podobnie jak to obserwowano na całych drzewkach (Dutcher, Powell 1972). Zahamowanie rozwoju było wprost proporcjonalne do stężenia ABA obecnego w pożywce. W późniejszych doświadczeniach okazało się, że zahamowanie rozwoju pąków obserwuje się tylko wtedy, gdy przebywają one stale na pożywce z ABA (Singha, Powell 1978, Borkowska, Powell — nieopublikowane). Zanikanie efektu wywołanego przez ABA jest prawdopodobnie spowodowane szybkim metabolizmem tego inhibitora (Powell, Seeley 1974, Singha, Powell 1978).

Fakt, że do zahamowania rozwoju pąków potrzebna jest długotrwała obecność ABA sugerowałyby, że kwas abscysynowy nie indukuje spoczynku, tylko hamuje rozwój na zupełnie innej drodze. Wniosek taki wymagał jednak sprawdzenia i dostarczenia większej ilości danych, które potwierdziłyby lub zaprzeczyły hipotezie o roli ABA jako czynnika kontrolującego spoczynek.

Obserwowane w wielu doświadczeniach zahamowanie rozwoju pąków przez ABA zupełnie nie wyjaśnia udziału tego inhibitora w spoczynku. Istotną sprawą wydaje się ustalenie czy efekt wywoływany przez ABA jest zależny od głębokości spoczynku pąków. Prace na ten temat zostały podjęte w Instytucie Sadownictwa i Kwaciarstwa w Skierniewicach.

TABELA I

Procent pąków nierozwiniętych po 3 tygodniach hodowli w warunkach *in vitro*

Traktowanie drzewek przed wyszczepieniem pąków	Czas traktowania drzewek w tygodniach	Pąki hodowane przez 3 tygodnie na ABA	Pąki hodowane przez 8 dni na ABA	Pąki hodowane przez 3 tygodnie bez ABA (KONTROLA)
+24°C	0	48	28	2
	3	93	20	4
	7	70	22	7
	11	70	20	5
	15	80	35	3
	18	70	64	22
+4°C	0	48	28	2
	3	96	27	0
	7	53	19	16
	11	78	7	0
	15	82	28	2
	18	21	20	19

Zgodnie z tym co wiemy o przebiegu spoczynku zróżnicowanie jego głębokości można uzyskać przez zastosowanie odpowiednich temperatur. Spoczynek drzewek trzymany w temp. +24°C nie ustępuje, podczas gdy temperatura +4°C powoduje stopniowe zmniejszanie się spoczynku, aż do całkowitego jego ustąpienia po 15 tygodniach chłodzenia. Dzięki zastosowaniu temperatur +24° i +4°C w doświadczeniu dysponowano pąkami znajdującymi się w głębokim spoczynku oraz pąkami o różnym stopniu jego ustąpienia. W doświadczeniu zastosowano technikę kultur *in vitro*. Pojedyncze pąki izolowane z drzewek niechłodzonych i chłodzonych hodowane były w obecności ABA przez okres 3 tygodni, po czym określano liczbę pąków nierozwiniętych w zależności od uprzedniego traktowania całych drzewek różną temperaturą. Otrzymane wyniki wskazują, że nie ma ścisłej zależności pomiędzy głębokością spoczynku pąków a ich reakcją na ABA (tab. I). Kwas abscysynowy hamował w podobny sposób rozwój pąków pobranych z drzewek niechłodzonych i chłodzonych. Jedynie pąki chłodzone przez 18 tygodni, a więc pąki o całkowicie zakończonym spoczynku nie reagowały na kwas abscysynowy obecny w pożywce.

Podobne wyniki świadczące o braku ścisłej korelacji pomiędzy ABA a spoczynkiem otrzymano hodując pąki na pożywce z ABA tylko przez 8 dni, a przez następne 2 tygodnie na pożywce podstawowej bez kwasu abscysynowego. Krótkotrwałe traktowanie pąków kwasem abscysynowym spowodowało słabe zahamowanie rozwoju pąków zarówno chłodzonych jak i niechłodzonych. Jedynie pąki pobierane z drzewek przebywających w temperaturze  $+24^{\circ}\text{C}$  dłużej niż 15 tygodni zareagowały na ABA zwiększeniem liczby pąków nierozwiniętych.

W omówionym doświadczeniu wykazano skokowe zmiany w reakcji pąków na ABA, ujawniające się po długim okresie przebywania w temperaturze  $+24^{\circ}$  lub  $+4^{\circ}\text{C}$ , natomiast nie stwierdzono stopniowo zmieniającej się wrażliwości występującej równoległe z ustępowaniem spoczynku.

Przedstawione prace nie wyjaśniają i nie rozwiązują do końca problemu udziału kwasu abscysynowego w spoczynku, ale pozwalają na wyciągnięcie następujących wniosków:

1. Akumulacja ABA w pąkach jak również obniżanie się jego zawartości, może być równoległe ale nie przyczynowo związane ze spoczynkiem i okresem niskiej temperatury.

2. Kwas abscysynowy hamuje rozwój pąków, ale odbywa się to raczej nie poprzez indukcję spoczynku.

Na przykładzie kwasu abscysynowego widzimy, że wyjaśnienie skomplikowanych zjawisk (w tym wypadku spoczynku) przy pomocy jednego „uniwersalnego” czynnika (w tym wypadku kwasu abscysynowego) nie może doprowadzić do rozwiązania problemu.

#### LITERATURA

- Altman A., Goren R., 1974. *Physiol. Plantarum*, 30, 240—245.  
 Alvim R., Hewett E. M., Saunders P. F., 1976. *Plant Physiol.* 57, 474—476.  
 Borkowska B., 1979. *Postępy Nauk Rol.*, 1, 57—70.  
 Borkowska B., Powell L. E., dane niepublikowane.  
 Borkowska B., dane niepublikowane.  
 Cornforth H. R., Milborrow B. V., Ryback G., Wareing P. F., 1965. *Nature*, 205, 1269.  
 Correa N. S., Bottini R., de Bottini C. A., Goleniowski M., Gordon L., 1975. *Phyton (Buenos Aires)*, 33, 2, 193—204.  
 Dutcher R. G., Powell L. E., 1972. *J. Am. Soc. Hort. Sci.*, 97, 511—514.  
 Diring H., Bachman P., 1975. *Physiol. Plantarum*, 34, 201—203.  
 Eagles C. F., Wareing P. F., 1964. *Physiol. Plantarum*, 17, 697.  
 El-Antably H. M. M., Wareing P. F., Hillman J., 1967. *Planta*, 73, 74—90.  
 Emmerson J. G., Powell L. E., 1978. *J. Am. Soc. Hort. Sci.*, 103, 5, 677—680.  
 Harrison M. A., Saunders P. F., 1975. *Planta*, 123, 291—298.  
 Hemberg T., 1949. *Physiol. Plantarum*, 2, 37.  
 De Maggio A. E., Freeberg J. A., 1969. *Can. J. Bot.*, 47, 7, 1165—1169.  
 Mielke E. A., Dennis Jr. F. G., 1978. *J. Am. Soc. Hort. Sci.*, 103, 4, 446—449.  
 Perry T. O., Hellmers H., 1973. *Bot. Gaz.*, 134, 4, 283—289.  
 Powell L. E., 1975. *Riv. Ortoflorofrutt*, 59, 424—432.  
 Powell L. E., Seeley S. D., 1974. *J. Am. Soc. Hort. Sci.*, 99, 5, 439—441.  
 Seeley S. D., 1971. *Praca Doktorska*, Cornell University, USA.

Singha S., Powell L. E., 1978. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 103, 5, 620—622.

Wareing P. F., Phillips I. D. J., 1973. *The Control of Growth and Differentiation in Plants*. Pergamon Press, 232—238.

Wright S. T. C., 1975. *J. Exp. Bot.*, 26, 91, 161—174.

**Dr BOŻENA BORKOWSKA**

Instytut Sadownictwa i Kwiaciarnictwa,

96-100 Skierniewice