

НАКОПЛЕНИЕ ЭКЗОГЕННОГО ЗЕАТИНА В КЛЕТКАХ КОРНЕЙ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ В РЕГУЛЯЦИИ ТРАНСПОРТА ЦИТОКИНИНОВ

© Г. Р. Ахиярова, Т. Н. Архипова

Институт биологии Уфимского научного центра;
электронный адрес: akhiyarova@rambler.ru

Обнаружено, что при обработке растений пшеницы экзогенным зеатином концентрация цитокининов в ксилемном соке через 1 сут была в 5 раз ниже, чем в питательном растворе. Цитокинины в основном накапливались в корнях и в меньшей степени в побеге. Эти данные свидетельствуют о существовании барьера на пути цитокининов из питательного раствора в побег растений. Использование судана, позволяющего выявить присутствие лигнина и суберина в области центрального цилиндра, показало увеличение их отложения по мере удаления от кончика корня. Параллельно было выявлено снижение уровня иммуногистологического окрашивания цитокининов в клетках корня с помощью специфических антител к цитокининам и вторых антител, меченных коллоидным золотом. Вместе с тем экзогенные цитокинины накапливались в центральном цилиндре корня, что противоречит гипотезе о том, что пояска Каспари в эндодерме является единственным барьером для транспорта цитокининов в побег. Высокий уровень иммуногистологического окрашивания паренхимных клеток, окружающих сосуды центрального цилиндра, свидетельствует о накоплении цитокининов в этих клетках и существовании механизма, ограничивающего загрузку данных гормонов в ксилему. Обсуждается возможная роль переносчиков цитокининов в этом процессе.

Ключевые слова: *Triticum durum* Desf., зеатин, иммунолокализация, кора, эндодерма, перицикл, центральный цилиндр.

Фитогормоны осуществляют регуляцию ключевых процессов в жизни растений. Главным фактором в действии гормонов является их концентрация, которая зависит от процессов синтеза, распада и транспорта. Из основных классов гормонов лучше всего изучен транспорт ауксинов. Для этих гормонов идентифицированы мембранные переносчики, которые контролируют потоки ауксинов внутрь клетки и наружу, и расшифрованы кодирующие их гены (Friml et al., 2002; Swarup et al., 2004). Показано, что асимметричная локализация переносчиков ауксинов обеспечивает накопление этих гормонов в определенных клетках (Vieten et al., 2007; Пожванов, Медведев, 2008). Для таких важных фитогормонов, как цитокинины, мембранных переносчиков не было обнаружено до последнего времени. Поэтому предполагается, что накопление этих гормонов в определенных клетках связано с их повышенным синтезом (Zhao, 2008). Что касается транспорта цитокининов, то, поскольку основным местом синтеза цитокининов считались корни (Кулаева, 1962; Henson, Wareing, 1976; Sakakibara, 2006), его изучение сводилось к определению концентрации цитокининов в ксилемном соке. Было обнаружено снижение концентрации цитокининов при различных стрессовых воздействиях, что объясняли снижением синтетической активности корней в этих условиях (Nare et al., 1997). Открытие переносчиков цитокининов (как свободного зеатина, так и его рибозилированной формы) позволило по-иному отнестись к процессу транспорта цитокининов и предположить, что растения способны контролировать этот процесс подобно

тому, как они контролируют транспорт ауксинов (Gillissen et al., 2000; Hirose et al., 2005). Однако механизм регуляции транспорта цитокининов все еще остается слабо изученным вопросом. Цель нашей работы состояла в выявлении способности растений регулировать транспорт цитокининов из корней в побег. При этом изучалось значение радиального транспорта и распределения цитокининов между клетками корня в контроле их транспорта в побег. Обработка растений экзогенным цитокинином позволила по различиям в количественном содержании гормона и иммунного окрашивания клеток в сравнении с контролем (необработанными растениями) судить о роли процессов транспорта, а не синтеза в регуляции накопления и распределения экзогенного гормона. Поскольку при изучении радиального транспорта абсцизовой кислоты была выявлена его зависимость от формирования поясков Каспари (Schraut et al., 2004), мы провели гистохимическое окрашивание корней для выявления отложения лигнина и суберина в области эндодермы.

Материал и методика

Исследования проводили на 8-суточных растениях твердой пшеницы *Triticum durum* Desf. сорта Безенчукская 139 в лабораторных условиях через 24 ч после внесения в прикорневую среду экзогенного зеатина.

Предварительно растения проращивали на водопроводной воде в темноте в течение 2 сут. На 3-и сут расте-

ния помещали на светоплощадку с освещенностью 90 Вт/м², с 14-часовым световым периодом и температурой 24—26 °С днем и 19 °С ночью. За 1 сут до начала воздействия растения пшеницы помещали на 100%-ный раствор Хогланда—Арнона. Для введения экзогенного зеатина 7-суточные растения пшеницы переносили на 100%-ную среду Хогланда—Арнона, содержащую зеатин в концентрации 0.1 мг/л (10 растений на 100 мл раствора). Данная концентрация была выбрана как не оказывающая ингибирующего влияния на рост растений, наблюдаемого при обработке растений более высокими концентрациями гормона. Контролем служили необработанные растения.

Определение содержания зеатина проводили с помощью иммуноферментного анализа, используя тест-системы для определения цитокининов с соответствующим стандартом. Растительный материал (побеги и корни, по 10 растений на 1 биологический повтор) гомогенизировали и экстрагировали 80%-ным этанолом. Спиртовой экстракт отделяли центрифугированием и упаривали до водного остатка. После упаривания этанола цитокинины концентрировали на картридже C18 (Bond-Elut, RP-C18; Varian Ltd., Walton-on-Thames, Англия). Разделение цитокининов осуществляли с помощью тонкослойной хроматографии в смеси н-бутанол : аммиак : вода в соотношении 6 : 1 : 2 соответственно. Зона выхода зеатина соответствовала Rf 0.6—0.7. Материал из зоны выхода гормона элюировали 0.1 М фосфатным буфером, pH 7.4, в течение 16 ч и вносили в лунки микропланшета в нескольких разведениях для последующего иммуноанализа.

Иммуноферментный анализ проводили в лунках полистиролового планшета (Costar, США). На первом этапе конъюгат гормона с белком сорбировали на твердой фазе (полистирол) и выдерживали в течение 1.5 ч при 37 °С. После 3-кратной промывки физиологическим раствором, содержащим 0.05 % поверхностно-активного вещества Tween-20, pH 6.8—7.0 (ФТ), в лунки вносили кроличью антисыворотку к гормону (любезно предоставлена проф. С. Ю. Веселовым, Башкирский государственный университет, Уфа) вместе с раствором стандарта гормона (Sigma, Германия) или растительным экстрактом. Инкубировали при 37 °С в течение 1 ч, затем промывали лунки раствором ФТ. Для определения количества сыворотки, прореагировавшей с сорбированными в лунках белковыми конъюгатами гормонов, использовали препарат антикроличьих бараньих антител, меченных пероксидазой (НИИЭМ, Россия). Разведения антисыворотки и меченных пероксидазой антител готовили на растворе ФТ, содержащем 0.4 % бычьего сывороточного альбумина (ФТБ). Планшеты с этим препаратом инкубировали 1 ч при 37 °С, после окончания инкубации промывали ФТ. Количество иммуносорбированных антител определяли по цветной реакции субстрата (0.4 мг/мл ортофенилендиамина в 0.06 М фосфатном буфере, pH 5.0, содержащем 0.006 % перекиси водорода). Цветная реакция развивалась в течение 15—30 мин, затем ее останавливали 4 н. серной кислотой. Оптическую плотность измеряли на фотометре Titertek-Uniskan (Eflab, Финляндия) при длине волны 492 нм.

Для сбора ксилемного экссудата острым лезвием разрезали побег на расстоянии примерно 1 см от основания корня и части растения соединяли между собой с помощью силиконовой трубочки. Все операции проводили под водой. Объем силиконовой трубочки составлял 15—20 мкл. По предварительному измерению

скорости транспирации растений пшеницы рассчитывали время замещения дистиллированной воды экссудатом. Ксилемный сок, набравшийся в трубочки из корней нескольких контрольных или опытных растений, переносили в предварительно взвешенные пробирки. После повторного взвешивания по разности весов пробирок определяли массу экссудата.

Окрашивание суберина и лигнина проводили спиртовым Суданом III (Sigma, Германия) по методике Прозиной, модифицированной Фурстом (Фурст, 1979). Образцы тканей главного корня контрольных растений разрезали на 2 сегмента (А и Б) длиной 10 мм. Зона А — 3—13 мм, зона Б — 13—23 мм от кончика корня. Далее на предметном стекле готовили временные (давленные) препараты тканей корня с последующим их окрашиванием спиртовым Суданом III.

Для иммунолокализации зеатина в растительных тканях корня брали такие же сегменты, как на окрашивание суберина и лигнина (зона А и зона Б). Растительный материал фиксировали в течение 1 сут в растворах 4%-ного параформальдегида (Riedel-deHaen, Германия) и 0.1%-ного глутаральдегида (Sigma, Германия), приготовленных на фосфатном буфере. На следующем этапе образцы тканей отмывали в течение 1 ч ПБС. Дегидратацию образцов проводили в серии разведений этанола (20, 30, 50, 70, 80 и 96 %), выдерживая в каждом по 30 мин. Затем образцы заключали в гидрофильную метакрилатную смолу GB-4 (Electron Microscopy Sciences, США). С помощью ротационного микротомы (HM 325, MICROM Laborgerate, Германия) готовили гистологические срезы толщиной 1.5 мкм. Иммунолокализацию гормонов проводили, как описано ранее (Веселов и др., 1999). На первом этапе на срезы наносили по 50 мкл раствора 0.1 М фосфатного буфера (pH 7.2—7.4), содержащего 0.2 % желатина и 0.05 % Tween-20 (ФЖТ), выдерживая их в течение 30 мин во влажной камере. Все последующие рабочие разведения сыворотки и золотого конъюгата готовили на ФЖТ. После промывки дистиллированной водой часть срезов обрабатывали иммунной сы-

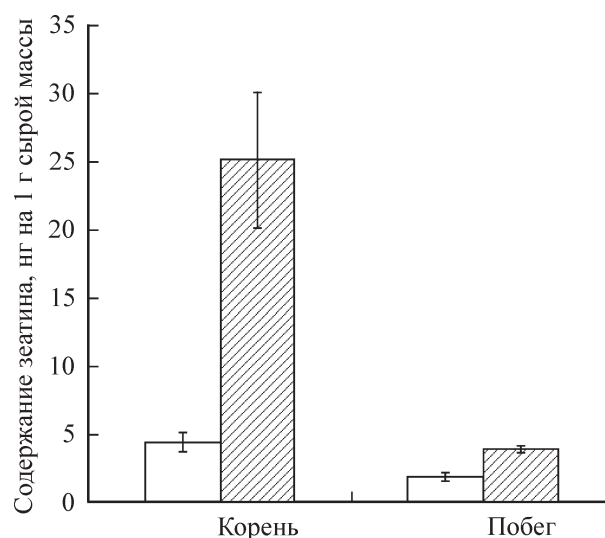


Рис. 1. Содержание зеатина в корнях и побегах 8-суточных растений пшеницы.

Белые столбики — контрольные растения; заштрихованные столбики — растения обработанные зеатином (24 ч после начала воздействия).

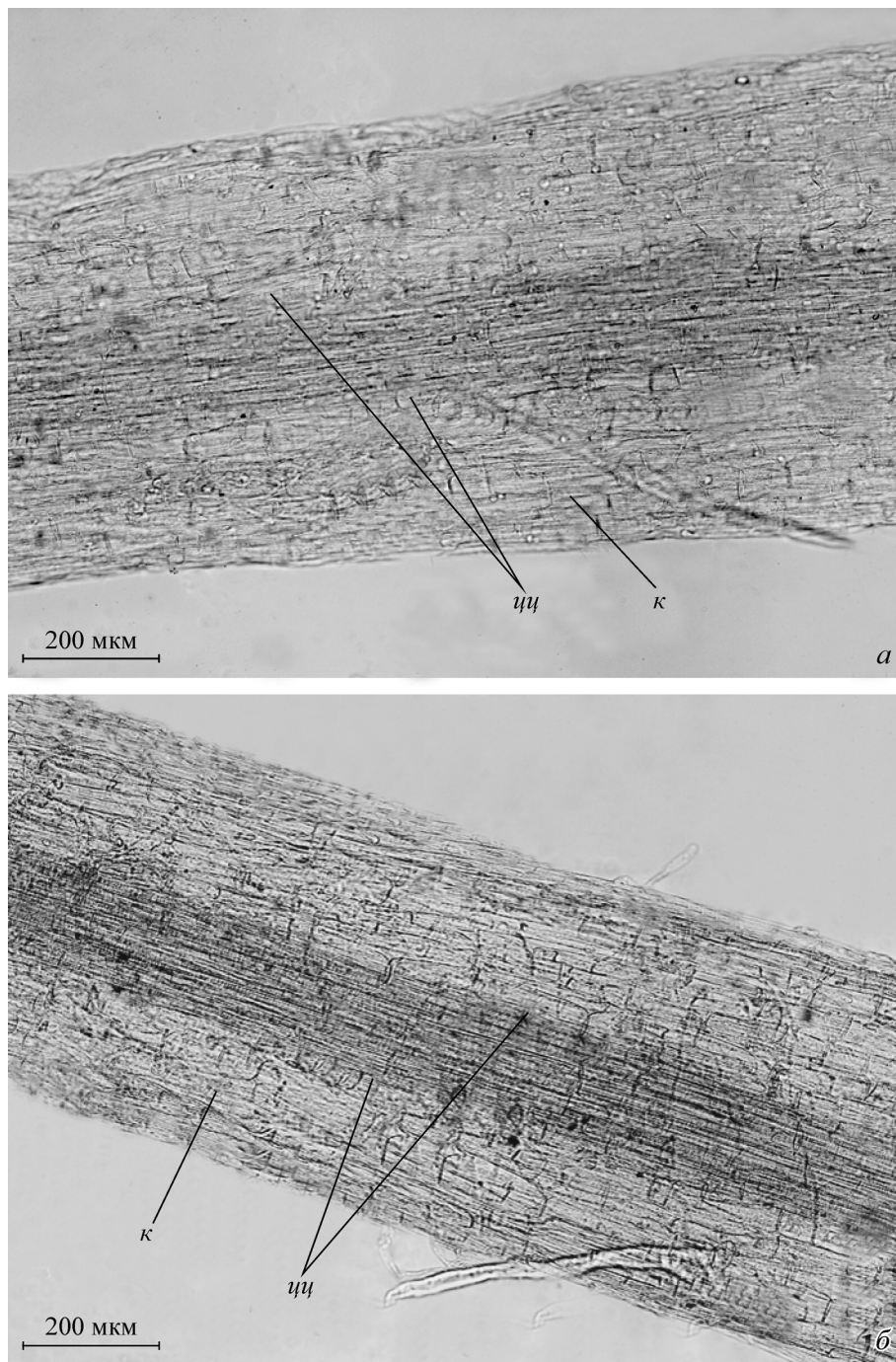


Рис. 2. Временные (давленные) препараты тканей корня 7-суточных растений пшеницы, окрашенные спиртовым Суданом III по методике Прозиной, модифицированной Фурстом.

a — зона А (3—13 мм от кончика корня); *б* — зона Б (13—23 мм от кончика корня). *к* — кора, *цц* — центральный цилиндр.

вороткой, содержащей антитела к цитокинам. В качестве контроля служили образцы тканей, обработанные нормальной сывороткой кролика. Обработанные сывороткой срезы помещали во влажную камеру на 2 ч. Затем проводили 3-кратную промывку раствором ФТ. Для выявления сыворотки, прореагировавшей с зеатином, срезы обрабатывали раствором золотого конъюгата (BBInt., Англия) и выдерживали во влажной камере 1 ч. После 3-кратной промывки ФТ на срезы наносили серебряный усилитель (BBInt., Англия) и помещали срезы в темноту на 15—20 мин. Далее развитие окраски наблюдали с помощью све-

тового микроскопа. Затем серебро удаляли дистиллированной водой.

Препараты анализировали с помощью светового микроскопа Axio Imager.A1 (Carl Zeiss, Jena, Германия), оборудованного цифровой камерой AxioCam MRc5 (Carl Zeiss, Jena, Германия).

Статистическую обработку проводили по стандартным программам MS Excel. Данные на графике представляют собой среднее значение из четырех биологических повторов (*n*). Приведены средние значения и стандартная ошибка показателей.

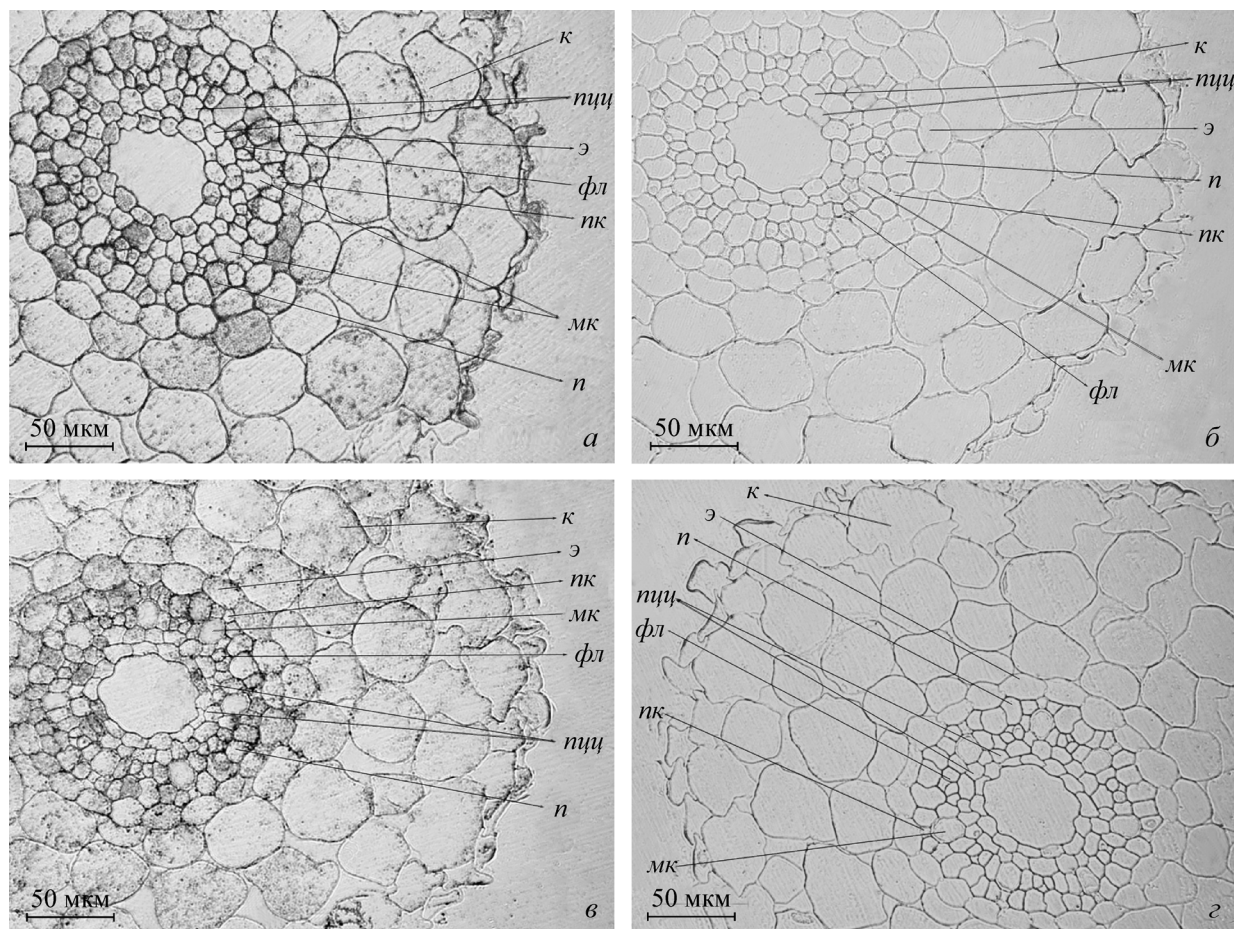


Рис. 3. Иммуногистохимическая локализация зеатина в корнях 8-суточных контрольных растений пшеницы.

a — поперечный срез зоны А, обработанный иммуносывороткой; *б* — то же с нормальной сывороткой кролика; *в* — поперечный срез зоны Б, обработанный иммуносывороткой; *г* — то же с нормальной сывороткой кролика. *к* — кора, *э* — эндодерма, *п* — перичикл, *пк* — протоксилема, *мк* — метаксилема, *фл* — флоэма, *пцц* — паренхима центрального цилиндра.

Результаты

В соответствии с ожиданиями, через 1 сут после введения в питательную среду зеатина его концентрация увеличивалась во всех анализируемых образцах — ксилемном соке, корнях и побегах растений пшеницы. Концентрация зеатина в ксилеме обработанных растений была в 5 раз ниже, чем в питательном растворе (14 и 70 нг/мл соответственно), что указывает на высокий коэффициент отражения этих соединений. Сравнение содержания цитокининов в контрольных и обработанных зеатином растениях пшеницы показало, что уровень накопления экзогенных цитокининов был в 3 раза выше в корнях, чем в побегах: в корнях содержание цитокининов через 24 ч после начала обработки возросло в 6 раз по сравнению с контрольными необработанными растениями, в то время как в побеге — только в 2 раза (рис. 1).

Гистохимическое окрашивание на суберин и лигнин выявило уменьшение содержания этих соединений по мере приближения к кончику корней. Так, более интенсивное окрашивание тканей в области центрального цилиндра наблюдалось на расстоянии 13—23 мм от кончика корня (зона Б) (рис. 2, б), в то время как в зоне А (3—13 мм от кончика корня) интенсивность окрашивания тканей снижалась (рис. 2, а).

При иммуногистохимическом окрашивании срезов корней контрольных, не обработанных зеатином растений, пленка серебра покрывала отдельные клетки коры, клетки эндодермы, перичикла, флоэмы, незрелой ксилемы и паренхимы центрального цилиндра (рис. 3, а, в). Окрашивание было довольно слабым в случае как зоны А, так и зоны Б. Как и следовало ожидать, у обработанных зеатином растений интенсивность иммунного окрашивания на цитокинины возрастала, что сильнее проявлялось в клетках центрального цилиндра (рис. 4, а, в). При этом увеличивалось как количество, так и интенсивность окрашивания клеток центрального цилиндра. Наблюдалось также иммунное окрашивание отдельных клеток коры, более частое и интенсивное, чем в случае контрольных, необработанных экзогенным цитокинином растений. Интенсивность почернения за счет выпадения серебра на поверхности сорбированных частиц золота в корнях обработанных зеатином растений была выше в зоне А, чем в зоне Б.

О специфичности метода свидетельствует то, что при обработке срезов неиммунной сывороткой не наблюдалось их окрашивания препаратом серебра (рис. 3, б, г; 4, б, г).

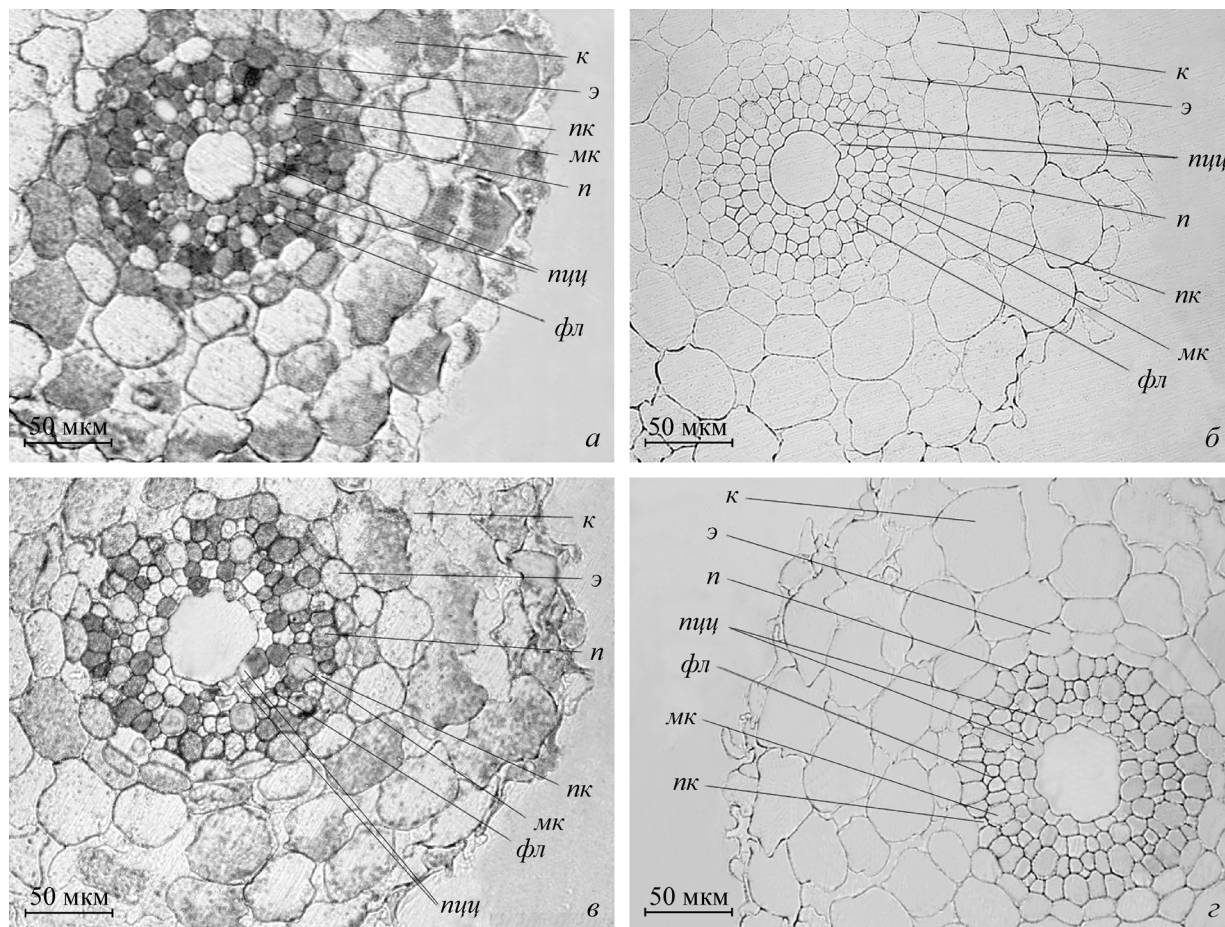


Рис. 4. Иммуногистохимическая локализация зеатина в корнях 8-суточных растений пшеницы, обработанных зеатином через 24 ч после начала воздействия.

a — поперечный срез зоны А, обработанный иммуносывороткой; *б* — то же с нормальной сывороткой кролика; *в* — поперечный срез зоны Б, обработанный иммуносывороткой; *г* — то же с нормальной сывороткой кролика. Обозначения те же, что и на рис. 3.

Обсуждение

Концентрация зеатина в ксилемном соке обработанных зеатином растений была ниже, чем в питательном растворе. С учетом того, что часть цитокининов в ксилеме была эндогенного происхождения, полученные нами данные указывают на существование механизмов, препятствующих загрузке экзогенного цитокинина в ксилемные сосуды. Так, например, из литературы хорошо известно о высокой активности цитокиноксидазы в корнях при различных стрессовых воздействиях на растения (Jones, Schreiber, 1997; Brugiere et al., 2003; Galuszka et al., 2004). Еще одним объяснением задержки притока цитокининов в центральный цилиндр может служить присутствие поясков Каспари на границе между центральным цилиндром и корой. Этот механизм обеспечивает снижение притока в растения токсичных веществ (Azaizeh, Steudle, 1991), и при изучении радиального транспорта абсцизовой кислоты (АБК) также было показано, что формирование поясков Каспари увеличивает коэффициент отражения для данного соединения (Freundl et al., 2000). В наших опытах мы наблюдали уменьшение интенсивности иммуноокрашивания цитокининов в клетках центрального цилиндра корня зоны Б по сравнению с зоной А (рис. 3, *a*, *в*; 4, *a*, *в*). Эти различия можно объяснить тем,

что в зоне Б пояски Каспари были лучше сформированы, о чем свидетельствует более интенсивное окрашивание в этой зоне на лигнин и суберин по сравнению с зоной А (рис. 2). Вместе с тем распределение цитокининовой гистохимической метки в наших опытах отличалось от выявляемой иммулокализации АБК (Schraut et al., 2004). По этим данным литературы, формирование поясков Каспари приводило к задержке АБК в зоне коры, о чем свидетельствовало усиление иммуноокрашивания этой зоны. В случае введения в растения экзогенных цитокининов мы также наблюдали окрашивание клеток коры, но оно было гораздо менее интенсивным по сравнению с окрашиванием клеток центрального цилиндра. Создается впечатление, что экзогенные цитокинины легко проникали в центральный цилиндр, что могло происходить по симпластному пути через плазмодесмы (Гамалей, 2004), о чем свидетельствует присутствие их в клетках коры. Таким образом, цитокинины не только проникали в центральный цилиндр, но и накапливались там. Что же могло помешать их загрузке в ксилему из соседних с ней клеток паренхимы сосудов? Зеатин считается мобильной формой цитокининов, способной диффундировать через клеточную мембрану (Glover et al., 2008). Почему же цитокинины накапливались в клетках центрального цилиндра корня и слабо транспортировались в побег? Открытие пере-

носчиков цитокининов, способных транспортировать эти цитокинины внутрь клетки против градиента их концентрации (Gillissen et al., 2000; Hirose et al., 2005), позволяет ответить на этот вопрос. Известно, что переносчики цитокининов локализованы в клетках паренхимы сосудов (Hirose et al., 2005). Предполагается, что они могут контролировать загрузку цитокининов в ксилему. Полученные нами данные подтверждают это предположение. Они указывают на возможное уменьшение экспорта цитокининов из корней по ксилеме за счет их удерживания в клетках паренхимы. Предполагается, что таким же образом, за счет закачки веществ в клетки и предотвращения их апопластного транспорта по ксилеме, может уменьшаться отток в побег токсичных ионов натрия (Веселов и др., 2007). Альтернативное объяснение снижения оттока поглощенных цитокининов из корней в побег может заключаться в их инактивации цитокиноксидазой, которая, по некоторым данным, локализуется в апопласте (Burgiere et al., 2003).

Дальнейшие исследования позволят выяснить, какой из двух механизмов ограничивает отток цитокининов из корней — работа переносчиков цитокининов или (и) инактивация гормонов цитокиноксидазой. Полученные нами результаты указывают на существование механизма, обеспечивающего контролирование транспорта цитокининов по растениям: их накопление в отдельных клетках корня и снижение оттока из корня в побег.

Авторы выражают искреннюю благодарность Д. Ю. Зайцеву и Н. Н. Кругловой за помощь в процессе выполнения работы.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 08-04-00591-а).

Список литературы

- Веселов Д. С., Маркова И. В., Кудоярова Г. Р. 2007. Реакция растений на засоление и формирование солеустойчивости. Успехи соврем. биол. 127 (5) : 482—493.
- Веселов С. Ю., Вальке Р., Ван Онкелен Х., Кудоярова Г. Р. 1999. Содержание и локализация цитокининов в листьях исходных и трансгенных растений табака. Физиол. раст. 46 (1) : 326—335.
- Гамалей Ю. В. 2004. Транспортная система сосудистых растений. СПб.: Изд-во СПбГУ. 422 с.
- Кулаева О. Н. 1962. Влияние корней на обмен веществ листьев в связи с проблемой действия на лист кинетина. Физиол. раст. 49 (1) : 229—239.
- Пожванов Г. А., Медведев С. С. 2008. Метод количественной оценки содержания ауксина по гистохимическому окраши-

ванию на активность GUS под контролем ауксин-чувствительного промотора. Физиол. раст. 55 (5) : 786—792.

Фурцм Г. Г. 1979. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. М.: Наука. 155 с.

Azaïzeh H., Steudle E. 1991. Effects of salinity on water transport of excised maize (*Zea mays* L.) roots. Plant Physiol. 97 : 1136—1145.

Brugièrè N., Jiao S., Hantke S., Zinselmeier C., Roessler J. A., Niu X., Jones R. J., Habben J. E. 2003. Cytokinin oxidase gene expression in maize is localized to the vasculature, and is induced by cytokinins, abscisic acid, and abiotic stress. plant physiol. 132 : 1228—1240.

Freundl E., Steudle E., Hartung W. 2000. Apoplastic transport of abscisic acid through roots of maize: effect of the exodermis. Planta. 210 : 222—231.

Friml J., Wisniewska J., Benkova E., Mendgen K., Palme K. 2002. Lateral relocation of auxin efflux regulator PIN3 mediates tropism in *Arabidopsis*. Nature. 415 : 806—809.

Galuszka P., Frebortova J., Werner T., Yamada M., Strnad M., Schmulling T., Frebort I. 2004. Cytokinin oxidase/dehydrogenase genes in barley and wheat. Cloning and heterologous expression. Eur. J. Biochem. 271 : 3990—4002.

Gillissen B., Bürkle L., Andre B., Kühn C., Rentsch D., Brandl B., Frommer W. B. 2000. New family of high-affinity transporters for adenine, cytosine, and purine derivatives in *Arabidopsis*. Plant Cell. 12 : 291—300.

Glover B. J., Torney K., Wilkins C. G., Hanke D. E. 2008. Cytokinin independent—1 regulates levels of different forms of cytokinin in *Arabidopsis* and mediates response to nutrient stress. J. Plant Physiol. 165 : 251—261.

Hare P. D., Cress W. A., van Staden J. 1997. The involvement of cytokinins in plant responses to environmental stress. Plant Growth Regul. 23 : 79—103.

Henson I. E., Wareing P. F. 1976. Cytokinins in *Xanthium strumarium* L.: distribution in the plant and production in the root system. J. Exp. Bot. 27 : 1268—1278.

Hirose N., Makita N., Yamaya T., Sakakibara H. 2005. Functional characterization and expression analysis of a gene, OsENT2, encoding an equilibrative nucleoside transporter in rice suggest a function in cytokinin transport. Plant Physiol. 138 : 196—206.

Jones R., Schreiber B. M. N. 1997. Role and function of cytokinin oxidase in plants. Plant Growth Regulation. 23 : 123—134.

Sakakibara H. 2006. Cytokinins: activity, biosynthesis, and translocation. Ann. Rev. Plant Biol. 57 : 431—449.

Schraut D., Ullrich C. I., Hartung W. 2004. Lateral ABA transport in maize roots (*Zea mays*): visualization by immunolocalization. J. Exp. Bot. 55 : 1635—1641.

Swarup R., Kargul J., Marchant A., Zadik D., Rahman A., Mills R., Yemm A., May S., Williams L., Millner P. 2004. Structure-function analysis of the presumptive *Arabidopsis* auxin permease AUX1. Plant Cell. 16 : 3069—3083.

Vieten A., Sauer M., Brewer P. B., Friml J. 2007. Molecular and cellular aspects of auxin-transport-mediated development. Trends in Plant Sci. 12 : 160—167.

Zhao Y. 2008. The role of local biosynthesis of auxin and cytokinin in plant development. Curr. Opin. Plant Biol. 11 : 16—22.

Поступила 12 IV 2010

EXOGENOUS ZEATIN ACCUMULATION IN WHEAT ROOT CELLS SHOWS ITS ROLE IN REGULATION OF CYTOKININ TRANSPORT

G. R. Akhilarova, T. N. Arkhipova

Institute of Biology RAS, Ufa; e-mail: akhilarova@rambler.ru

Here we have shown that 24 hours after addition of zeatin to the nutrient solution the cytokinin content in xylem sap of wheat plants appears to be about 10 times lower than in the nutrient solution. Cytokinins accumulated mostly in roots and not in shoots of treated plants. These data demonstrate the existence of some barrier on

cytokinin pathway from the nutrient solution to the plant shoot. With the help of Sudan III an increase in lignin and suberin deposition in the endodermis could be detected, being stronger with the increase in the distance from the root tip. The increase in deposition of suberin and lignin coincided with the decrease in cytokinin immunolabeling in root cells revealed with the help of monoclonal cytokinin antibodies and the second gold-labeled antibodies. Simultaneously exogenous cytokinins accumulated in root stele cells showing that the Casparian band was not only barrier on cytokinin pathway to plant shoot. It is concluded that high cytokinin immunolabeling in the stele parenchyma cells around the stele vessels demonstrated accumulation of cytokinins by these cells, which could be important in regulation of cytokinin loading to the xylem vessels during there transport to the shoot. The role of cytokinin transporters is discussed.

Key words: *Triticum durum* Desf., zeatin, immunolocalization, cortex, endodermis, pericycle, stele.
