

М.М. ЩЕРБАТЮК¹, Т.П. МАМЕНКО²

¹ Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, Київ, 01601, Україна
mshcherbatyuk@ukr.net

² Інститут фізіології та генетики рослин НАН України
вул. Васильківська, 31/17, Київ, 03022, Україна
tamenko@optima.com.ua

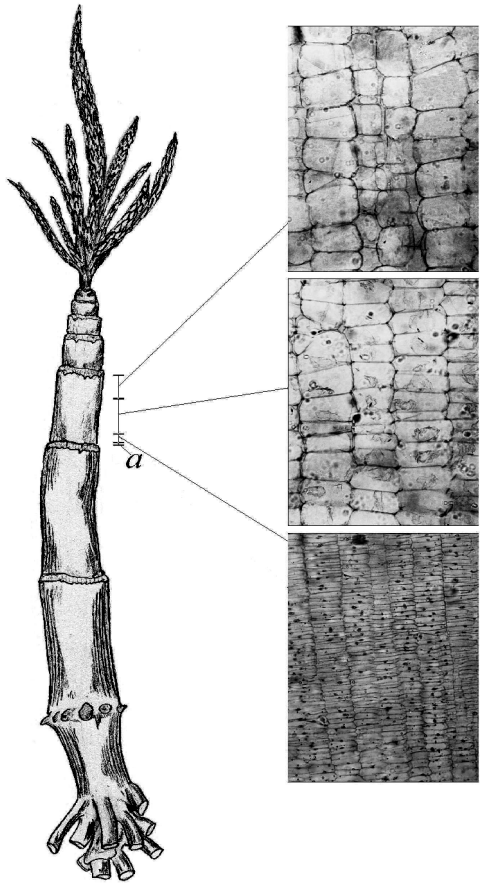
ВИДІЛЕННЯ ЕТИЛЕНУ МІЖВУЗЛЯМИ *ZEA MAYS L.* У ПРОЦЕСІ РОСТУ СТЕБЛА

Ключові слова: етилен, інтеркалярна меристема, інтеркалярний ріст, кукурудза, міжвузля, стебло

Ріст стебла злаків забезпечується поділом та розтягуванням клітин у відповідних зонах інтеркалярного росту міжвузлів (рисунок). Формування і ріст окремих міжвузлів відбуваються у напрямку від основи до верхівки стебла. Залежно від стадії розвитку одночасно ростуть чотири—пять міжвузлів. На ранніх періодах стебло злаків росте дуже повільно, лише за рахунок поділу клітин. На пізніших етапах — внаслідок поділу та розтягування, тому швидкість росту значно прискорюється [6]. Регулюються ростові процеси рослин звичайно шляхом формування певних концентраційних градієнтів окремих фітогормонів у міжвузлях [20]. Проте впливи різних фітогормонів значною мірою перекриваються, дублюють або підсилюють один одного. Тому дію певного фітогормону необхідно розглядати, виходячи з їх динамічної рівноваги в тому чи іншому органі рослини [10].

Серед фітогормонів особливу роль у регуляції процесів росту та розвитку в рослинному організмі відіграє етилен. Це єдиний газоподібний регулятор росту рослин, який з 1960-х рр. почали відносити до фітогормонів. У дуже малих концентраціях (порядку 0,001—0,1 мкл/л) він здатний впливати на різні етапи процесів росту і розвитку рослин, включаючи проростання, старіння, епінастії, опадання листків і дозрівання плодів [15, 22]. На відміну від інших гормонів, він не надходить з одних органів у інші, виконуючи роль дистанційного сигналу. Рослиною пересувається його попередник — аміноциклопропанкарбонова кислота (АЦК), яка бере участь у передачі сигналу. Сам етилен, виділяючись в атмосферу, може забезпечувати сигналізацію між рослинами [3, 17]. Локальні центри синтезу етилену не виявлені, він може синтезуватись у будь-якому рослинному органі.

Без сумніву, регуляторну роль етилену в процесах росту і розвитку рослин слід розглядати в його комплексній взаємодії з іншими фітогормонами. Передусім це стосується ауксин—етиленового балансу, який підтримує концентрацію даних фітогормонів на певному рівні в рослинному організмі [4]. Етилен регулює вміст ендогенної абсцизової кислоти (АБК), завдяки чому контролюється відповідь клітин-мішеней на гібереліни [18, 21]. Етилен на-



Стебло кукурудзи у фазі п'яти листків. Праворуч — мікрофотографії клітин зон інтеркалярного росту окремого міжвузля: *а* — підмеристема; *б* — зона інтеркалярної меристеми; *в* — зона розтягування; *г* — зона диференціації 12,5 × 4

The growing stem of maize on the stage of 5 leaves. On the right microphotographs of cells in intercalary growth's zones of single internode: *a* — region under meristem; *б* — zone of intercalary meristem; *в* — elongation zone; *г* — differentiation zone 12,5 × 4

в самперед пригнічує поділ і ріст клітин розтягуванням [2, 13]. З одного боку, це стається внаслідок прямого інгібування етиленом клітинного поділу чи пригнічення впливу ендогенних цитокінінів [2]. Водночас показано, що у надто високих концентраціях цитокініни та гібереліни здатні стимулювати біосинтез етилену, впливаючи на ключовий фермент біосинтезу етилену — АЦК-синтазу [26, 27], а також на активність АЦК-оксидази — ферменту, який безпосередньо перетворює АЦК в етилен [23].

Метаболізм та роль етилену у вищих рослинах досить детально вивчені [5, 15, 24—26], однак у літературі обмаль даних, що розкривали б значення цього фітогормону як у процесах росту окремих міжвузлів, так і в онтогенезі цілісної рослини. Зокрема, попри те, що етилен прийнято вважати гормоном, який гальмує фізіологічні процеси, його синтез інтенсифікується в меристематичних тканинах, де відбувається активний поділ клітин та їх ріст розтягуванням [3, 7]. Крім того, його активний синтез також відзначено у зонах вузлів [1, 11].

Для рослин з інтеркалярним типом росту характерний послідовний ріст усіх метамерів стебла і в основі кожного з них розташована інтеркалярна меристема. Тому особливо цікаво з'ясувати роль етилену в процесі видовження міжвузлів у рослин з інтеркалярним типом росту стебла.

У зв'язку з цим нашою метою було вивчення інтенсивності виділення етилену міжвузлями стебла кукурудзи на різних етапах її онтогенезу.

Матеріали та методи досліджень

Об'єктом дослідження були міжвузля ростучого стебла кукурудзи гібриду Буковинський 11Т. Рослини вирощували в польових умовах на науково-дослідній базі «Феофанія». Матеріал для дослідження відбирали в періоди активного

росту стебла (фаза 5 і 7 листків), а також у фазу виходу волоті (10 листків) і на початку цвітіння волоті, коли ріст стебла в довжину майже припинявся (11 листків). Фази 5 і 7 листків відзначали у момент розгортання кожного з них. Фазу виходу волоті встановлювали за появою її верхівки із трубки, сформованої 11 листком, фазу цвітіння волоті — за початком висипання пилку із пильників, які з'явилися із колосків волоті [12]. У перші два періоди апікальні міжвузля, внаслідок їхньої малої ваги, для аналізу брали разом (6—11 та 8—11). Для визначення активності продукування етилену перше прикореневе міжвузля не брали, бо в нього практично відсутній інтеркалярний тип росту і дуже рано починаються процеси відмирання клітин основної паренхіми [6].

Визначаючи інтенсивність виділення етилену, міжвузля кукурудзи поміщали в герметично закриті скляні флакони ємністю 250 см³. Тривалість експозиції — 24 год. Після цього газову суміш, яка містила етилен, аналізували на газовому хроматографі «Chromatograf 504» (Польща) з пламеневіо-нізаційним детектором. Гази розділяли на колонці (0,40 × 130 см) із Parapac N за температури 80 °С. Газоносієм був азот (50 мл за 1 хв). Об'єм аналізованої проби газової суміші — 1 см³. Кількість утвореного етилену в досліджуваному зразку порівнювали із сертифікованим стандартом етилену (Fluka), концентрація якого становила 10 мкл/л [19]. Інтенсивність виділеного етилену виражали у нл/г маси сирової речовини.

Повторність дослідів — семиразова. Отриманий матеріал опрацьовано статистично [8].

Результати досліджень та їх обговорення

Встановлено, що акумуляція етилену в ростучих міжвузлях кукурудзи залежить від фази розвитку рослини (таблиця). Визначено, що найінтенсивніше етилен синтезується у міжвузлях кукурудзи на початкових фазах її розвитку (5 і 7 листків), а найповільніше — на пізніших етапах онтогенезу (10 та 11 листків). Зокрема, інтенсивність виділення етилену в міжвузлях кукурудзи на різних фазах онтогенезу має такий порядок: 5 листків > 7 листків > вихід волоті (10 листків) > цвітіння волоті (11 листків). Протягом онтогенезу в рослині відбуваються фізіологічні зміни процесів росту і розвитку, що, ймовірно, і позначилося на особливостях акумуляції фітогормону на різних фазах її онтогенезу. Відомо, що для фізіологічно молоді тканини завжди характерний високий вміст ендogenousних фітогормонів, особливо ауксинів, які є індукторами аміноциклопропанкарбосинтази (АЦК-синтази), котра відповідає за синтез аміноциклопропанкарбонної кислоти (АЦК) — попередника етилену [27]. Цитокиніни, поряд з ауксинами, здатні підвищувати активність АЦК-синтази і рівень продукції етилену, що добре проявляється на початку зневоднення листків [26].

Слід відзначити, що високий рівень накопичення етилену спостерігався у верхніх, молодих міжвузлях кукурудзи, котрі інтенсивно ростуть, тимчасом як у нижніх міжвузлях, навпаки, рівень виділення етилену є низьким. Так, у фазі 5 листків інтенсивність виділення етилену досить висока вже у 2-му міжвузлі порівняно з його кількістю в міжвузлях на інших фазах розвитку

рослини. Поступово його синтез у міжвузлях на даному етапі онтогенезу активізується і досягає найвищого рівня у верхніх міжвузлях. У фазі 7 листків виявлено невисокий рівень виділення етилену в 2-му і 3-му міжвузлях, підвищення його синтезу — в 4—7-му міжвузлях та суттєва акумуляція у верхніх міжвузлях. Зафіксовано, що у фази виходу волоті та цвітіння акумуляція етилену в 2—4-му міжвузлях була невисокою і її рівень не змінювався. Однак у фазі виходу волоті його накопичення незначно зростає у 5—9-му міжвузлях і суттєво підвищується у 10-му і 11-му, тоді як у фазі цвітіння виділення етилену різко інтенсифікується у 5-му міжвузлі і залишається практично на тому самому рівні з незначним підвищенням у 10-му і 11-му міжвузлях.

Високий рівень виділення етилену апікальними міжвузлями можна пояснити тим, що інші фітогормони, особливо ауксини, стимулюють його біосинтез. Відомо, що верхні міжвузля кукурудзи сформовані фізіологічно молодими тканинами [6, 14], для яких характерний високий рівень синтезу ендогенних фітогормонів, передусім ауксинів. Вважають, що утворення етилену різними органами рослин в основному корелює з рівнем концентрації передусім ауксину [26]. У високих концентраціях ауксини, зокрема індолілоцтова кислота (ІОК), стимулюють біосинтез етилену через диференціальну активацію генів (шляхом включення синтезу РНК і білків), а також індують синтез ферментів, відповідальних за утворення попередників синтезу етилену. Своєю чергою, етилен затримує як біосинтез ІОК з триптофану, так і її транспорт [1]. При цьому високий рівень етилену може індукувати синтез пероксидази, яка інактивує ІОК [9]. Це свого роду ретроінгібування, яке може підтримувати концентрацію ауксину в певних межах [1, 9]. Навіть у тих випадках, коли підвищення інтенсивності біосинтезу етилену індукується ауксином, паралельно зростає вміст АБК. Після того як збільшується кон-

Інтенсивність виділення етилену ростучими міжвузлями кукурудзи на різних етапах онтогенезу, нл/г сирі речовини

| Міжвузля | Фаза розвитку | | | |
|----------|---------------|------------|---------------------------|------------------------------|
| | 5 листків | 7 листків | Вихід волоті (10 листків) | Цвітіння волоті (11 листків) |
| 2 | 36,2 ± 2,5 | 15,2 ± 1,1 | 7,0 ± 0,5 | 4,9 ± 0,3 |
| 3 | 40,7 ± 2,8 | 13,5 ± 1,0 | 7,3 ± 0,5 | 5,1 ± 0,3 |
| 4 | 64,3 ± 4,5 | 20,6 ± 1,5 | 7,8 ± 0,6 | 5,0 ± 0,4 |
| 5 | 86,7 ± 6,1 | 30,5 ± 2,1 | 11,4 ± 1,1 | 14,3 ± 1,1 |
| 6 | 96,0 ± 6,8 | 45,0 ± 3,8 | 11,5 ± 1,3 | 13,3 ± 1,4 |
| 7 | | 66,7 ± 4,7 | 11,0 ± 0,9 | 14,4 ± 1,0 |
| 8 | | 88,0 ± 6,2 | 12,2 ± 1,3 | 13,9 ± 1,0 |
| 9 | | | 12,3 ± 1,0 | 13,4 ± 0,9 |
| 10 | | | 20,5 ± 1,4 | 14,8 ± 1,0 |
| 11 | | | 26,7 ± 1,8 | 15,0 ± 1,1 |

центрація АБК, вона здатна впливати на швидкість утворення етилену, оскільки є ефективним інгібітором АЦК-синтази і АЦК-оксидази [16, 28]. Вважають [26], що етилен, виконуючи функції медіатора у взаємозв'язках багатьох фітогормонів, відіграє особливу роль у корелятивних контактах між органами і тканинами рослини. Проте ця гіпотеза не отримала поки що належної експериментальної аргументації. Разом з тим безсумнівно, що етилену належить надзвичайно важливе місце в гормональному комплексі рослини, підтриманні балансу фітогормонів на необхідному для конкретних умов рівні.

Таким чином, акумуляція етилену в міжвузлях кукурудзи, які ростуть, залежить від фази розвитку рослини. Найвищий синтез етилену відбувається в міжвузлях кукурудзи на початкових фазах її розвитку (5 і 7 листків), а найнижчий — на пізніх етапах онтогенезу (виходу і цвітіння волоті). Зафіксовано, що протягом онтогенезу кукурудзи високим рівень накопичення етилену є у верхніх, молодих міжвузлях, які інтенсивно ростуть, а низьким — у нижніх міжвузлях. Виявлена нами інтенсифікація виділення етилену апікальними міжвузлями кукурудзи узгоджується з літературними даними [3, 7], що, ймовірно, пов'язане з особливостями меристематичних тканин, для яких характерний високий рівень синтезу ендогенних фітогормонів, насамперед ауксинів [1, 11, 26].

1. Дёрфлинг К. Гормоны растений. — М.: Мир, 1985. — 303 с.
2. Калинин Ф.Л., Курчий Б.А. Управление делением и растяжением растительной клетки ретардантами и борьба с полеганием озимой пшеницы и ржи // Биохим. регуляц. онтоген. растит. клетки. — Киев: Наук. думка, 1983. — С. 167—200.
3. Кулаева О.Н. Этилен в жизни растений // Соросовский образоват. журн. — 1998. — № 11. — С. 78—84.
4. Кулаева О.Н., Прокопцева О.С. Новейшие достижения в изучении механизма действия фитогормонов // Биохимия. — 2004. — 69, № 3. — С. 293—310.
5. Курушина Н.В. Этилен и белковый обмен: подходы к исследованию рострегулирующего действия // Физиол. и биохим. культ. раст. — 1989. — 21, № 3. — С. 218—226.
6. Мартин Г.Г. Клітинний ріст стебла кукурудзи // Укр. ботан. журн. — 1988. — 45, № 4. — С. 35—39.
7. Медведев С.С. Физиология растений. — СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2004. — 336 с.
8. Молостов А.С. Элементы вариационной статистики. — К.: Урожай, 1965. — 181 с.
9. Муромцев Г.С., Чкаников Д.И., Кулаева О.Н., Гамбург К.З. Основы химической регуляции роста и продуктивности растений. — М.: Агропромиздат, 1987. — 450 с.
10. Полевой В.В. Физиология целостности растительного организма // Физиол. раст. — 2001. — 48, № 4. — С. 631 — 643.
11. Уоринг Ф., Филлипс И. Рост растений и дифференцировка. — М.: Мир, 1984. — 512 с.
12. Физиология сельскохозяйственных растений. Т. 5. Физиология кукурузы и риса / Под ред. Рубина Б.А. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1969. — 416 с.
13. Чкаников Д.И., Макеев А.М., Микитюк О.Д., Петенина Г.Г. Факторы коррелятивного ингибирования // Рост растений. Первичные механизмы. — М.: Наука, 1978. — С. 75—80.
14. Эзду К. Анатомия семенных растений. Т. 2. — М.: Мир, 1980. — 558 с.
15. Abeles F.B. Ethylene in plant biology. — New York: Acad. Press, 1973. — 302 p.
16. Beaudoin N., Serizet C., Gosti F., Giraudat J. Interaction between Abscisic Acid and Ethylene signaling cascades // Plant Cell. — 2000. — 12, № 7. — P. 1103—1115.
17. Bleecker A.B., Kende H. Ethylene: a gaseous signal molecule in plants // Annu. Rev. Cell Dev. Biol. — 2000. — 16. — P. 1—18.
18. Brown K.M., Bornman C.H. Ethylene and abscission // Physiol. Plantarum. — 1997. — 100, № 3. — P. 567—576.

19. *Guzman P., Ecker J.* Exploiting the triple response of arabidopsis to identify ethylene-related mutants // *The Plant Cell.* — 1990. — **2**, № 2. — P. 513—523.
20. *Kaufman P.B., Cassel S.J., Adams P.A.* On nature of intercalary growth and cellular differentiation in internodes of *Avena sativa* // *Bot. Gaz.* — 1965. — **126**, № 1. — P. 1—13.
21. *Kende H., Knaap E., Cho H.-T.* Deepwater Rice: a model plant to study stem elongation // *Plant Physiol.* — 1998. — **118**, № 4. — P. 1105—1110.
22. *Smalle J., Van Der Straeten D., Bornman C.H.* Ethylene and vegetative development // *Physiol. Plantarum.* — 1997. — **100**, № 3. — P. 593—605.
23. *Suttle J.C.* Cytocinin-induced ethylene biosynthesis in nonsenescent Cotton leaves // *Plant Physiol.* — 1986. — **82**, № 4. — P. 930—935.
24. *Thain C.S., Vandenbussche F., Laarhoven L.J.J. et al.* Circadian rhythm of ethylene emission in arabidopsis // *Plant Physiol.* — 2004. — **136**, № 3. — P. 3751—3761.
25. *Van Zhong G., Burns J.K.* Profiling ethylene-regulated gene expression in Arabidopsis thaliana by microarray analysis // *Plant. Mol. Biology.* — 2003. — **53**, № 1. — P. 117—131.
26. *Yang S.F., Hoffman N.E.* Ethylene biosynthesis and its regulation in higher plants // *Annu. Rev. Plant. Physiol.* — 1984. — **35**. — P. 155—189.
27. *Yang S.F.* Biosynthesis and action of ethylene // *Hort Science.* — 1985. — **20**, № 1. — P. 41—45.
28. *Yang J., Zhang J., Liu K., Wang Z., Liu L.* Abscisic acid and ethylene interact in wheat grains in response to soil drying during grain filling // *New Phytologist.* — 2006. — **171**. — P. 293—303.

Рекомендує до друку
К.М. Ситник

Надійшла 03.09.2007

Н.Н. Шербатюк¹, Т.П. Маменко²

¹ Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, г. Київ

² Інститут фізіології та генетики рослин НАН України, г. Київ

ВЫДЕЛЕНИЕ ЭТИЛЕНА МЕЖДОУЗЛИЯМИ *ZEA MAYS* L. В ПРОЦЕССЕ РОСТА СТЕБЛЯ

Исследована интенсивность выделения этилена растущими междоузлиями стебля кукурузы. Установлено, что наиболее интенсивно биосинтез этилена проходит в междоузлиях кукурузы в начальные фазы её развития (5 листьев), а наименее интенсивно — на более поздних этапах онтогенеза (цветение метёлки). Показано, что в процессе онтогенеза кукурузы высокий уровень накопления этилена характерен для верхних, быстро растущих междоузлий, а более низкий для — для нижних.

Ключевые слова: этилен, интеркалярная меристема, интеркалярный рост, кукуруза, междоузлие, стебель.

M.M. Shcherbatyuk¹, T.P. Mamenko²

¹ M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

² Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

ETHYLENE EMISSION IN MAIZE INTERNODES (*ZEA MAYS* L.) DURING STEM GROWTH

An intensity of ethylene emission in growing maize stem internodes was studied. The most intensive ethylene biosynthesis in maize internodes was revealed during early stages of development (5 leaves) and least intensive — during older stages (flowering of panicle). Thus, during maize development a high level of ethylene accumulation is typical for rapidly growing top internodes. Ethylene accumulation is considerably lower in under internodes.

Key words: ethylene, intercalary meristem, intercalary growth, maize, internode, stem.