

## ВМІСТ КАЛОЗИ В КЛІТИННИХ ОБОЛОНКАХ ЕПІДЕРМІСУ ТА МЕЗОФІЛУ ЛИСТКІВ *ALISMA PLANTAGO-AQUATICA* L. В РІЗНИХ УМОВАХ ЗРОСТАННЯ

Досліджено вплив водного режиму на відносний вміст калози в клітинних оболонках всіх тканин листових пластинок *A. plantago-aquatica* у фазах бутонізації та цвітіння – плодоношення. Вміст калози у клітинних оболонках змінюється в залежності від типу тканин, фази онтогенезу та умов зростання.

**Ключові слова:** водний режим, калоза, клітинні оболонки, листки, фази онтогенезу, *Alisma plantago-aquatica* L.

**Вступ.** Водний стрес як наслідок дефіциту води в ґрунті або затоплення рослин спричиняє досить широкий спектр порушень метаболізму [1]. Одним з механізмів структурно-функціональних змін листків можуть бути зміни у синтезі калози, яка є як структурним полісахаридом, так і полісахаридом, що бере участь у водному транспорті. Калоза синтезується у відповідь на певні стресові впливи на клітину і є ефективним засобом регуляції симпластного та апопластного транспорту речовин. Калоза – глюкан рослинної клітинної оболонки, який складається із зв'язаних по С-1 і С-3 β-D-глюкопіронозних залишків. Разом з целюлозою (β-1,4-глюкан) калоза належить до групи скелетних або структурних вуглеводів клітинної оболонки. Калоза синтезується на певних стадіях росту клітини в нормі та при патології, зокрема при формуванні серединної пластинки, при проростанні пилкових трубок, при закритті каналів плазмодесм і пор ситовидних елементів, а також при пораненні, інфікуванні, водному стресі.

Накопичення калози завдяки своїй здатності до набрякання можуть підтримувати і регулювати гідратуру клітин. Масивні нашарування калози в оболонках мікроспор *Phaseolus*, які виникають під дією посухи, перш за все є засобом підтримання водного режиму пилкових клітин [2]. Відомо, що призупинення росту розтягом зазвичай супроводжується ініціюванням синтезу калози [3, 4]. Клітинна оболонка проявляє

чутливість навіть до незначної зміни водного балансу клітин, тканин та органів, які знаходяться в стані росту [5, 6]. Вміст того чи іншого полісахариду в клітинних оболонках змінюється під впливом умов вирощування протягом вегетаційного періоду [7]. Meirer et al. [8] та Delmer [9] висловили припущення, що калоза синтезується тим самим ферментом, що і целюлоза, при зміні умов його функціонування [8, 9]. Але існує також альтернативна точка зору, що калоза утворюється за допомогою спеціального ферменту: нещодавно виявлено гени, які з великою ймовірністю є генами калозосинтез [10–14]. Однак залишається вірогідність того, що калоза, яка синтезується в різних ситуаціях, формується за допомогою різних механізмів [15]. Калоза в малих кількостях присутня в різних рослинних тканинах, має ряд фізичних та фізіологічних особливостей, серед яких можна відзначити здатність до швидкого формування та стільки ж швидкої деградації. В усіх випадках калоза синтезується в функціонуючих клітинах або тих, що диференціюють. Функції, які вона виконує, обумовлені її місцеположенням і пов'язані з тією роллю, яку вона відіграє в цих тканинах [16, 17]. Існують дані про участь калози в гравітропізмі [18, 19].

Сприйнятливості рослин до дії водного стресу істотно змінюється впродовж вегетаційного періоду, тому індивідуальну оцінку проводять по різних фазах росту і розвитку рослин. Одним з механізмів адаптації рослин до водного стресу є скорочення періоду цвітіння і дозрівання зернівок в умовах дефіциту вологи у ґрунті.

Враховуючи дані літератури [20] та результати наших досліджень щодо зменшення розмірів клітин листових пластинок *A. plantago-aquatica* суходільних рослин, ми висунули припущення, що при дії природного помірного водного дефіциту буде змінюватись вміст калози в клітинних оболонках. Тому метою робо-

ти було визначити локалізацію, вміст та інтенсивність флуоресценції калози в клітинних оболонках листків *A. plantago-aquatica* у фазах бутонізації та цвітіння — плодоношення при зростанні в різних умовах водозабезпечення.

Реакція рослин на обмежене водозабезпечення проявляється у зміні інтенсивності росту і розвитку — процесах, які залежать від адаптації рослин до безперервних флуктуацій довкілля. Потенційний вплив стресів на рослини постійно збільшується, що викликано гострим дефіцитом води, підвищенням температури повітря та забрудненням навколишнього середовища токсичними хімічними речовинами.

Основні напрямки проблеми дії водного дефіциту на листки як найбільш пластичний і екологічно чутливий орган рослин розробляються досить інтенсивно, проте сучасні уявлення про взаємозв'язок між ростом і водним балансом та клітинні механізми, за допомогою яких рослини визначають водний дефіцит, передають цей сигнал у клітини і регулюють адаптивні відповіді, залишаються обмеженими. Коло питань, що стосуються вивчення фенотипічної пластичності листкових пластинок, морфолого-анатомічної характеристики дикорослих повітряно-водних рослин, а також визначення конкретних шляхів реалізації варіабельності мікроструктури на тканинному і клітинному рівнях при зміні водного режиму, потребують вирішення. Залишаються відкритими питання про роль калози в адаптації рослин до дії природного водного дефіциту. Отже, дослідження закономірностей морфолого-анатомічних та структурно-функціональних перебудов листкових пластинок повітряно-водних рослин в процесі адаптації до природних змін водного режиму є актуальним.

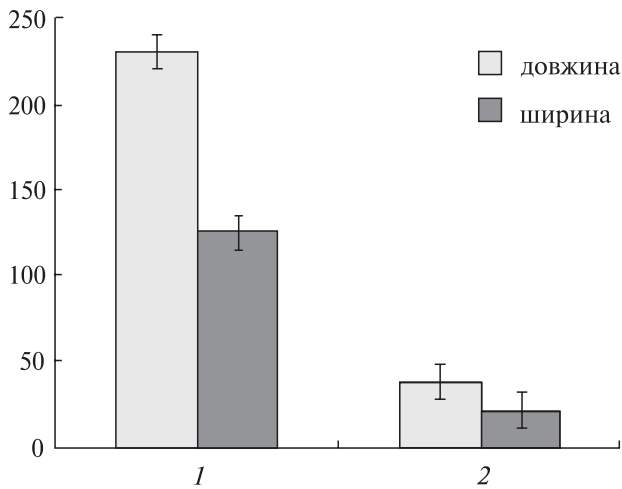
**Матеріали та методи.** *Рослинний матеріал.* Зручною моделлю для вивчення клітинних механізмів адаптації рослин до змін водного режиму в природних умовах виявилися дві екологічні форми *Alisma plantago-aquatica* L. (клас *Liliopsida*, порядок *Alismatales*, родина *Alismataceae*), які за своєю екологією є гелофітами, тобто повітряно-водними рослинами, надземна частина яких здійснюється над водою. Гелофіти зростають не тільки у воді, а також на суходолі, куди їхні плоди заносяться під час розливу ріки. В останньому випадку рослини відрізняються

зменшеними розмірами та на відміну від багаторічних рослин, що ростуть у воді, стають однорічними, зберігаючи таксономічні ознаки виду. Вегетаційний період таких гелофітів триває не більше трьох з половиною місяців. Досліджувані нами рослини зростали вздовж берегів річки Псьол біля с.м.т. Велика Багачка Полтавської області, у воді (прибережна водна смуга) та на суходолі (на відстані 3–25 м від води). В прибережній водній смузі рослини цих видів досягають заввишки 160–180 см. При зростанні в умовах помірного водного дефіциту по берегах річки на певній відстані від водного басейну (альтернативна екологічна ніша) рослини *A. plantago-aquatica* стають карликовими (20–30 см). За даними літератури оптимальна вологість ґрунту для мезофітів становить 70 %, при вологості ґрунту менше 30 % в клітинах рослин відбуваються незворотні зміни ультраструктури мембран та інтенсифікація процесів деградації біополімерів і ліпідів. Досліджувані нами повітряно-водні рослини зростали у ґрунті, який мав вологість 75–80 %, а рослини на суходолі зростали у ґрунті з вологістю 35–39 %.

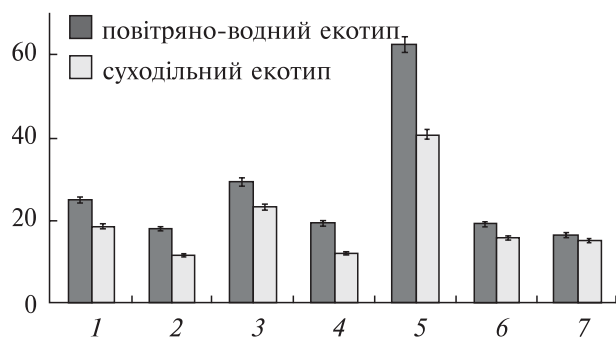
Зволоження ґрунту суходолу, особливо після дощів, вистачає для набрякання сім'янок та їх проростання, але подальший ріст та розвиток рослин на суходолі відбувається в умовах хронічного помірного водного дефіциту, який може бути охарактеризований як м'який стрес, що призводить до скорочення онтогенезу, тобто прискорення адаптивного старіння. Рослини обох екологічних форм проходять повний цикл онтогенезу, тобто квітнуть і плодоносять, що свідчить про можливість адаптації повітряно-водних рослин до умов обмеженого водопостачання [21].

Матеріал для досліджень збирали протягом чотирьох років у фазах бутонізації (в червні) та цвітіння — плодоношення (в серпні) під час польових експедицій. Для вивчення брали вирізки серединної частини з другого-третього листка в розетці *A. plantago-aquatica* з трьох різних рослин у трьох повторах, по 4–6 листків суходільних та 4–6 листків повітряно-водних рослин, по 30 клітин кожного типу тканин для кожного листка.

Цитофлуориметричне визначення вмісту калози в клітинних оболонках епідермісу і мезофілу листків проводили на парафінових зрізах. Вирізки серединної частини листкових пласти-



**Рис. 1.** Лінійні розміри (по вертикалі, мм) листкових пластинок *A. plantago-aquatica*: 1 – повітряно-водний екотип; 2 – суходільний екотип



**Рис. 2.** Розміри клітин (по вертикалі, мм) епідермісу та мезофілу листків *A. plantago-aquatica*: 1 – верхній епідерміс, довга вісь; 2 – верхній епідерміс, коротка вісь; 3 – нижній епідерміс, довга вісь; 4 – нижній епідерміс, коротка вісь; 5 – мезофіл стовбчатий, довга вісь; 6 – мезофіл стовбчатий, коротка вісь; 7 – мезофіл губчатий

нок фіксували сумішшю 1 % глутаральдегіду та 5 % параформальдегіду на 0,1 М фосфатному буфері, рН 7,2 при +24 °С протягом 20–24 год, двічі промивали фосфатним буфером по 15 хв. Зневоднювали у спиртах висхідної концентрації (20, 30, 50, 70, 80, 96, 100°) та у суміші 100° спирт/толуол в триразовій повторності у концентраціях 3:1; 1:1; 1:3. Потім переводили в чистий толуол та поступово у термостаті при +37 °С додавали парафін. Коли толуол повністю випаровувався, рослинний матеріал за загально прийнятою методикою заливали в парафіно-

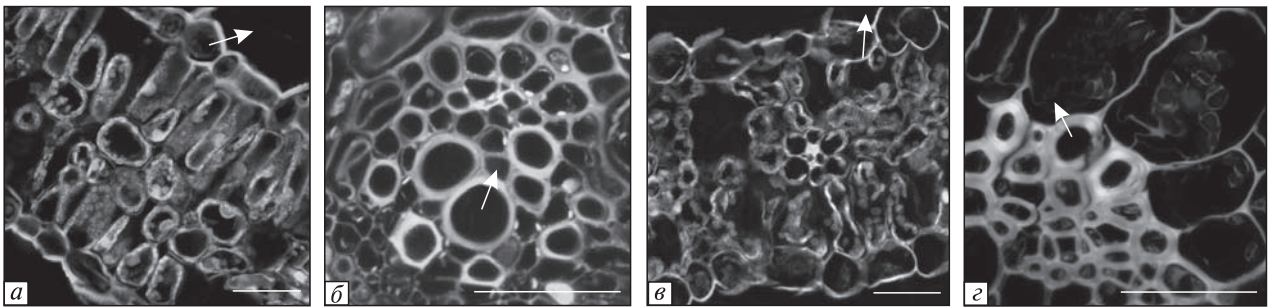
ві блоки [22, 23]. Зрізи отримували за допомогою санного мікротома МС-2, монтували на предметні скельця, депарафінували, фарбували протягом 20 хв 0,01%-ним розчином анілінового синього на 0,06 М розчині  $K_2HPO_4$  та поміщали в сахарозу. Вміст калози в клітинних оболонках визначали за допомогою люмінесцентного мікроскопа ЛЮАММ-ИУФ-1 [24, 25]. Збудження люмінесценції калози відбувалося при довжині хвилі 358 нм, максимум емісії становив 574 нм. Інтенсивність люмінесценції у відносних одиницях визначали в оболонках клітин епідермісу, мезофілу та судин ксилеми листків.

Визначення відносної інтенсивності флуоресценції калози в клітинних оболонках мезофілу листкових пластинок методом лазерної сканувальної конфокальної мікроскопії здійснювали на парафінових зрізах, пофарбованих 0,01%-ним водним розчином анілінового синього, аналогічно до цитофлуориметричного визначення вмісту калози. Зрізи досліджували за допомогою лазерного сканувального конфокального мікроскопа LSM-5 PASCAL («Zeiss», Німеччина), випускаючий та бар'єрний фільтри (BP 450–490, LP 520), збудження люмінесценції калози при довжині хвилі 405 нм. Максимум емісії становив 560 нм (для одного каналу) та 545 нм (для другого каналу).

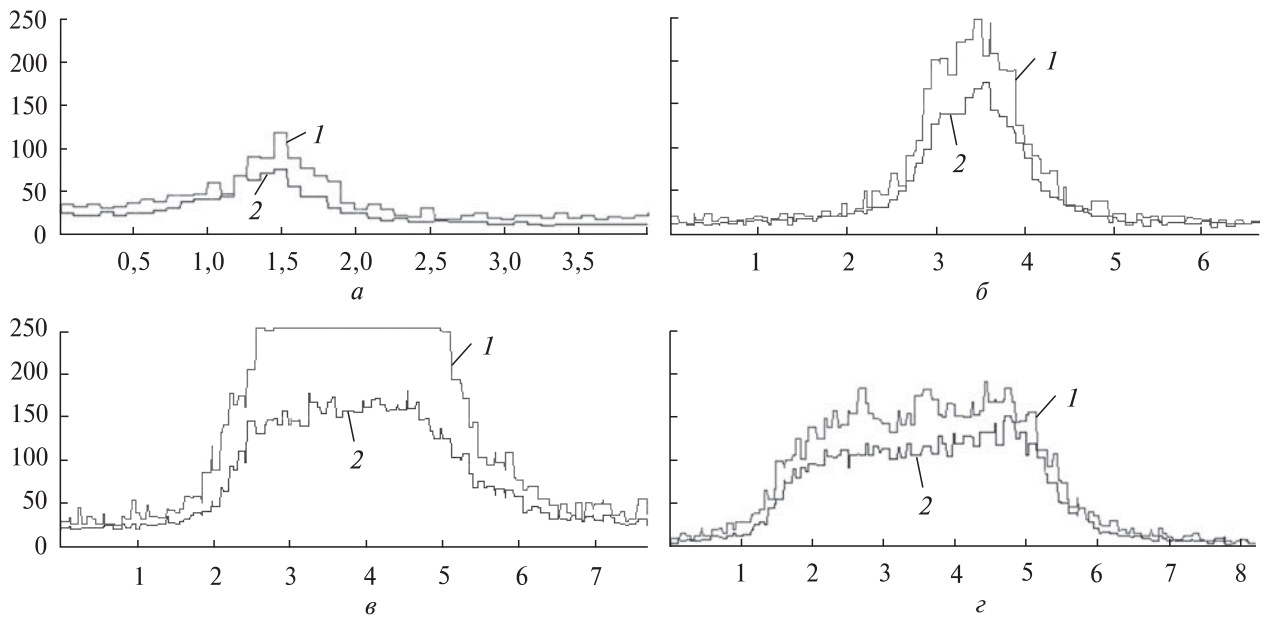
**Результати досліджень та їх обговорення.** При зростанні в різних умовах водозабезпечення листкові пластинки повітряно-водних і суходільних рослин характеризувались спільними ознаками будови, але за лінійними розмірами листки суходільного екотипу були у 6 разів менші порівняно з повітряно-водними (рис. 1).

У суходільних рослин зазначено появу ознак ксероморфності: зменшення товщини листків та збільшення кількості клітин на одиницю площі за рахунок зменшення розмірів клітин у середньому в 1,3 раза порівняно з повітряно-водними рослинами (рис. 2).

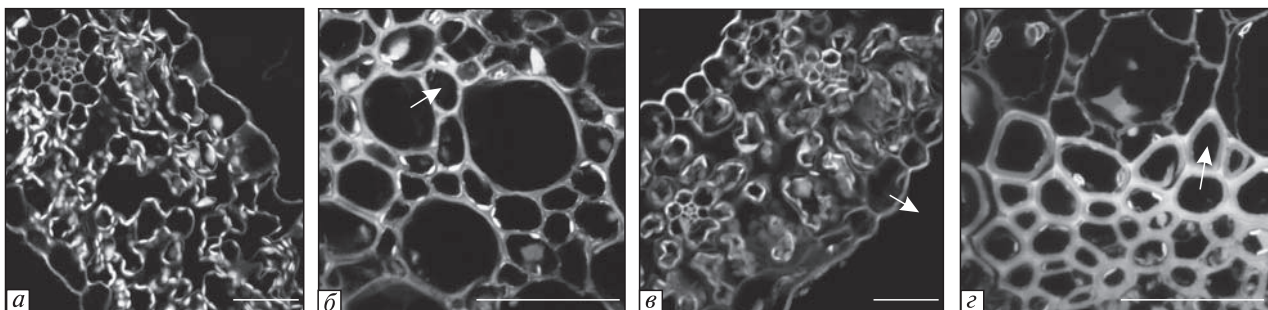
Цитохімічні дослідження показали присутність калози в клітинних оболонках листків незалежно від умов зростання рослин. Люмінесценція калози спостерігалася у вигляді рівномірного світіння яскраво-зеленого кольору в оболонках клітин епідермісу, мезофілу та судин обох екотипів досліджуваних рослин. Візуально відмінності у ступені акумуляції калози в



**Рис. 3.** Флуоресценція комплексу калоза – аніліновий синій в клітинних оболонках листків повітряно-водних (а, б) та суходільних (в, г) рослин *A. plantago-aquatica* у фазу бутонізації. Конфокальна мікроскопія. Масштаб: 20 мкм

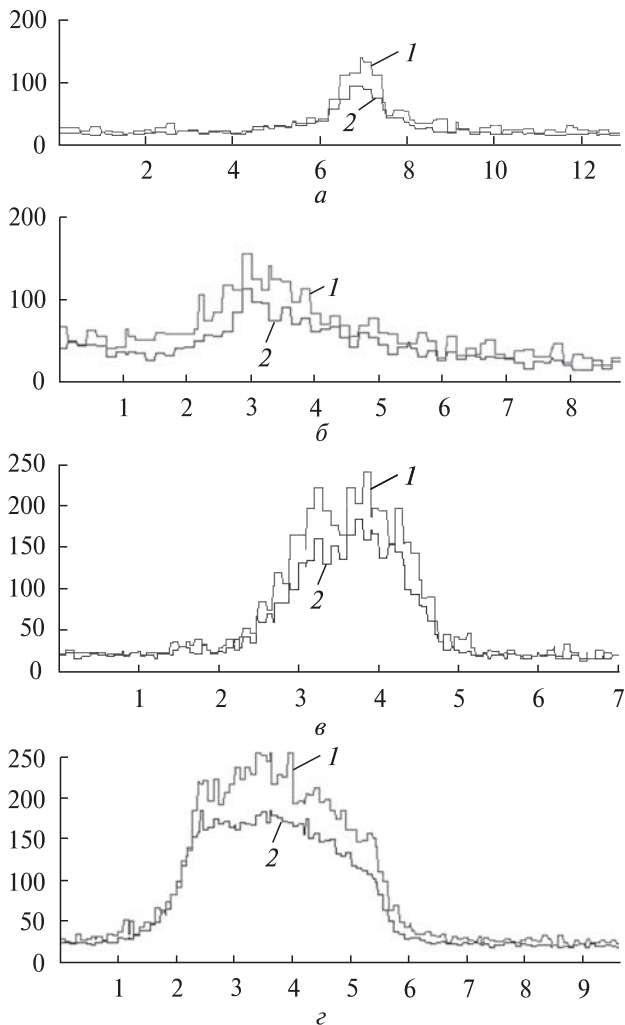


**Рис. 4.** Рівень інтенсивності флуоресценції калози (1) і автофлуоресценції хлорофілу (2) в клітинних оболонках листків повітряно-водних (а, б) та суходільних (в, г) рослин *A. plantago-aquatica* у фазу бутонізації. Тут і на рис. 6: а, в – мезофіл; б, г – судини. Конфокальна мікроскопія. По горизонталі – відстань, мкм, яка була просканована; по вертикалі – інтенсивність флуоресценції комплексу калоза – аніліновий синій, ум. од.



**Рис. 5.** Флуоресценція калози (свічення яскраво-зеленого кольору) в клітинних оболонках листків повітряно-водних (а, б) та суходільних (в, г) рослин *A. plantago-aquatica* у фазу цвітіння – плодоношення. Конфокальна мікроскопія. Масштаб: 20 мкм





**Рис. 6.** Рівень інтенсивності флуоресценції калози (1), автофлуоресценція хлорофілу (2) у клітинних оболонках листків повітряно-водних (а, б) та суходільних (в, г) рослин *A. plantago-aquatica* у фазу цвітіння – плодоношення: а, в – мезофіл; б, г – судини

клітинних оболонках повітряно-водних та суходільних рослин були незначні та проявлялися у більш яскравому світінні в тих клітинних оболонках, де вміст калози був вищий. Кількість відкладеного полісахариду можна приблизно оцінювати за інтенсивністю його свічення.

Рівень інтенсивності флуоресценції комплексу калоза – аніліновий синій в клітинних оболонках листків повітряно-водних рослин *A. plantago-aquatica* був більш високим порівняно з аналогічним показником у суходільних,

що свідчить про більш високий вміст калози (рис. 3–6).

Результати досліджень відносного вмісту калози в листках *A. plantago-aquatica* показали, що вміст цього полісахариду в клітинних оболонках верхнього та нижнього епідермісу, палисадного та губчастого мезофілу, судин у повітряно-водного екотипу вищий, ніж у суходільного (рис. 7).

Як видно з таблиці, у фазі бутонізації вміст калози в оболонках клітин верхнього та нижнього епідермісу майже не відрізняється від вмісту калози у фазу цвітіння – плодоношення. В оболонках обох типів мезофілу та судин вміст калози збільшується у фазу цвітіння – плодоношення порівняно з фазою бутонізації у півтора рази як у повітряно-водних, так і у суходільних рослин. Таким чином, встановлено істотний вплив помірного водного дефіциту на вміст калози в клітинних оболонках листків. Підвищення вмісту калози в клітинних оболонках мезофілу та судин у фазу цвітіння – плодоношення пов'язано із захисною роллю калози від втрати вологи цими клітинами в умовах недостатнього водозабезпечення.

Реакція-відповідь мезофітів на посуху має двофазний характер: перша фаза пов'язана з адаптацією, друга – з процесами деградації. На думку Hsiao [26], ріст клітин найбільш чутливий до нестачі вологи, дещо меншою чутливістю характеризуються синтетичні процеси, які відбуваються при формуванні клітинної стінки, а також синтез білка. В умовах водного дефіциту швидко гальмуються клітинне ділення і особливо розтягування, що веде до формування дрібних клітин. Внаслідок цього затримується ріст тканин і органів рослини, особливо листків і стебел [27].

До неспецифічних змін у відповідь на стрес серед інших можна віднести підвищення в цитоплазмі вмісту іонів кальцію та інтенсифікацію синтезу компонентів клітинних стінок – лігніну, кутину, суберину, калози, багатого на оксипролін білка та ін. Кальцієва сигнальна система відіграє ключову роль в індукції накопичення калози [28]. Відомо, що за дії посухи кальцій у ядрах клітин діє як сигнал експресії синтезу кальцій-залежних білків, що мають захисну функцію.

Клітинні оболонки безпосередньо беруть участь у транспорті води [4, 15], оскільки міс-

Вміст калози в клітинних оболонках листків *A. plantago-aquatica* у фазах бутонізації та цвітіння – плодоношення (у відносних одиницях)

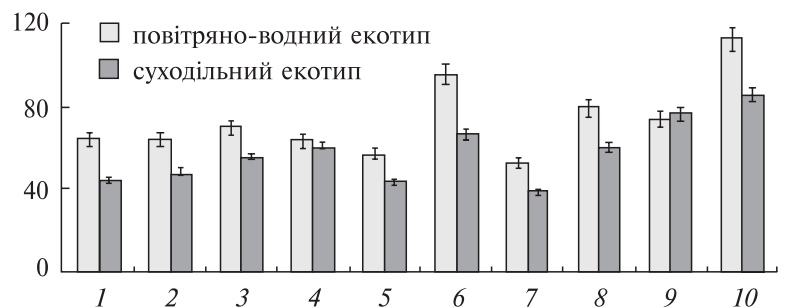
Екотип	Епідерміс		Мезофіл		Судини
	верхній	нижній	палісадний	губчастий	
Фаза бутонізації					
Повітряно-водний	64,00 ± 2,52	69,67 ± 6,44	56,33 ± 5,69	52,00 ± 4,58	73,67 ± 10,49
Суходільний	44,00 ± 6,66*	54,33 ± 16,43	43,00 ± 8,51	38,33 ± 7,36**	76,00 ± 7,02
Фаза цвітіння–плодоношення					
Повітряно-водний	64,33 ± 6,49	63,00 ± 7,55	95,33 ± 12,25	79,33 ± 10,40	113,00 ± 41,41
Суходільний	47,67 ± 10,33	59,67 ± 20,50	66,33 ± 22,41	60,00 ± 22,81	85,33 ± 23,95

\* P ≤ 0,01; \*\* P ≤ 0,001.

тять інтерміцеллярні пори діаметром 5–7 нм, через які транспортується вода [29]. Вміст калози в клітинних оболонках визначається взаємовідношенням активностей двох ферментів – калозосинтетази та 1,3-глюканази, яка гідролізує калозу. При надходженні іонів Ca<sup>2+</sup> у цитоплазму відбувається їх зв'язування з рецепторним доменом калозосинтетази, що призводить до послідовної активації каталітичного домену ферментативного комплексу та ініціює синтез клітиною захисного глюкану – калози [30–32]. Синтез калозосинтетази за даними літератури збільшується на порядок при наявності підвищеного вмісту іонів кальцію. Збільшення вмісту кальцію від 0,1 до 5 · 10<sup>-6</sup> М в цитозолі та від 0,1 до 15 · 10<sup>-4</sup> М в апопласті колеоптиля кукурудзи і клітин сої, що культивуються *in vitro*, веде до підвищення активності β-1,3-глюкансинтетази у 32 рази [30, 33–37]. В клітинних оболонках мезофітів іони кальцію інгібують водний транспорт по апопласту [36]

та при дії посухи виконують захисну функцію [37]. Піроантимонатним методом визначали локалізацію кальцію в клітинах коренів рослин *A. plantago-aquatica*, які зростали у воді та на суходолі [38]. Встановлено, що помірний водний дефіцит викликає інгібування ростових процесів та істотне порушення кальцієвого балансу в клітинах різних зон коренів. На основі отриманих результатів запропоновано гіпотетичну модель впливу водного дефіциту на клітинний кальцій: знижений рівень вологи спричиняє посилене поглинання кальцію коренями *A. plantago-aquatica* і деякі перебудови в плазмалемі клітин коренів, впливаючи на заряджені компоненти мембрани. Такі перебудови можуть призводити до вивільнення фосфоінозитидів, які стимулюють вивільнення кальцію із внутрішньоклітинних депо (ендоплазматичний ретикулум, вакуолі, диктіосоми) [39, 40]. Наступне підвищення рівня кальцію в клітинах може інгібувати кальцієві помпи. Від-

Рис. 7. Вміст калози в клітинних оболонках листків *A. plantago-aquatica* у фазах бутонізації та цвітіння – плодоношення, відн. од.: 1 – верхній епідерміс, фаза бутонізації; 2 – верхній епідерміс, фаза цвітіння – плодоношення; 3 – нижній епідерміс, фаза бутонізації; 4 – нижній епідерміс, фаза цвітіння – плодоношення; 5 – стовбчатий мезофіл, фаза бутонізації; 6 – стовбчатий мезофіл, фаза цвітіння – плодоношення; 7 – губчастий мезофіл, фаза бутонізації; 8 – губчастий мезофіл, фаза цвітіння – плодоношення; 9 – судини, фаза бутонізації; 10 – судини, фаза цвітіння – плодоношення



бувається зв'язування кальцію на мембранах, про що свідчить поява  $\text{Ca}^{2+}$ -зв'язувальних центрів мембран в клітинних оболонках та інших клітинних компонентах коренів суходільних рослин *A. plantago-aquatica*. Ця модель пропонує тезу, що помірний водний стрес активує фосфоінозитидну регуляторну систему і порушує активність кальцію в цитоплазмі. Такі реакції можуть в свою чергу запускати каскад біохімічних процесів, які мають адаптивне значення для резистентності до водного стресу [38].

Багато калози нагромаджується в старіючих і спочиваючих тканинах та в місцях пошкоджень, де різко змінюється міжклітинний обмін і в багатьох випадках калоза бере участь у цих змінах [41]. При вивченні локалізації та вмісту калози в протонемі моху *Funaria hygrometrica* Hedw., яку вирощували в білому світлі різної інтенсивності, в кольоровому світлі та при опроміненні ультрафіолетовим світлом, встановлено, що в молодій протонемі калоза нагромаджується тільки на поперечних перегородках клітин. В інших місцях клітинної стінки вона відкладається лише під час старіння протонематичної дернинки, особливо у відмиряючих клітинах. При відновленні росту клітин, опроміненних дозами, що нижчі від порогових, додаткові відклади калози утилізуються. При відмиранні клітини відкладення калози залишаються, не деградує, більш того, її острівці розширюються і вкривають суцільним шаром цілі ділянки клітинних оболонок [42]. Оскільки ріст та розвиток рослин *A. plantago-aquatica* на суходолі відбувався в умовах хронічного помірного водного дефіциту, що призводить до скорочення онтогенезу, тобто прискорення адаптивного старіння, то вміст калози в клітинних оболонках суходільних рослин збільшувався від фази бутонізації до фази цвітіння – плодоношення.

Враховуючи дані літератури та отримані нами результати щодо вмісту калози в клітинних оболонках листків *A. plantago-aquatica* у фазах бутонізації та цвітіння – плодоношення, можна припустити, що в умовах недостатнього зволоження відбувається зміна кальцієвого балансу в апопласті мезофілу та зміни у складі клітинних оболонок, про що свідчить зменшення вмісту калози в клітинних оболонках суходільних рослин порівняно з повітряно-водними. Більший

вміст калози в клітинних оболонках повітряно-водних рослин можна пояснити вищою інтенсивністю міжклітинного транспорту води, в регуляції якого бере участь калоза [3].

**Висновки.** Встановлено, що в умовах різного водозабезпечення зміна морфолого-анатомічних ознак листків *A. plantago-aquatica* L. супроводжується змінами вмісту калози в клітинних оболонках епідермісу, мезофілу і судин у фазах бутонізації та цвітіння – плодоношення. Клітинні оболонки мезофілу та судин містять більше калози порівняно з епідермісом, що свідчить на користь участі цього полісахариду в апопластному транспорті води переважно по мезофілу та судинах. Вміст полісахариду корелює з активністю внутрішньо-клітинного метаболізму і, ймовірно, відіграє роль бар'єра, який ускладнює міжклітинний взаємообмін. Зміни вмісту калози в клітинних оболонках листків досліджуваних рослин можна віднести до спеціалізованих клітинних механізмів, що забезпечують шляхи реалізації варіабельності мікроструктури на тканинному і клітинному рівнях.

I. Ovrutskaya

M.G. Kholodny Institute of Botany  
of the NAS of Ukraine  
E-mail: ovrutskaya@meta.ua

CALLOSE CONTENT IN CELL WALLS  
OF LEAF EPIDERMIS AND MESOPHYLL  
IN *ALISMA PLANTAGO-AQUATICA* L. PLANTS  
GROWING IN DIFFERENT CONDITIONS  
OF WATER SUPPLY

The relative callose content in *Alisma plantago-aquatica* leaves has been studied at the phases of budding and flowering – fruiting. The callose content in cell walls was shown to vary depending on the type of tissue, phase of ontogenesis and of water supply.

И.И. Овруцкая

СОДЕРЖАНИЕ КАЛЛОЗЫ В КЛЕТОЧНЫХ  
ОБОЛОЧКАХ ЭПИДЕРМИСА И МЕЗОФИЛЛА  
ЛИСТЬЕВ *ALISMA PLANTAGO-AQUATICA* L.  
В РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ ПРОИЗРАСТАНИЯ

Исследовано влияние водного режима на относительное содержание каллозы в клеточных оболочках всех тканей листовых пластинок *A. plantago-aquatica* в фазах бутонизации и цветения – плодоношения. Содержание каллозы в клеточных оболочках меняется в зависимости от типа тканей, фазы онтогенеза и условий роста.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Griffiths H., Parry M.A.J. Plant responses to water stress // *Ann. Bot.* – 2002. – **89**, № 1. – P. 801–802.
2. Барская Е.И., Балина Н.В. О роли каллозы в пыльниках растений // *Физиология растений*. – 1971. – **18**, № 4. – С. 716–721.
3. Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растении. – М.: Наука., 1976. – 630 с.
4. Заботин А.И., Барышева Т.С., Трофимова О.И. и др. Исследование регуляции метаболизма каллозы в клетках высших растений *in vitro* // *Физиология растений*. – 2002. – **49**, № 6. – С. 890–897.
5. Bogoslavsky L., Neumann P. Rapid regulation by acid pH of cell wall adjustment and leaf growth in *Maize* plants responding to reversal to water stress // *Plant Physiol.* – 1998. – **118**. – P. 701–709.
6. Tsarik N.P. The modern concepts on the primary cell walls of angiosperm plants // *Cytology and Genetics*. – 2000. – **34**, № 3. – С. 69–76.
7. Арасимович В.В., Ермаков А.И. Определение полисахаридов и лигнина. Методы биохимического исследования растений. – Л., 1987. – С. 143–172.
8. Meirer H., Buchs L., Buchala A.J., Homewood T. (1–3)- $\beta$ -D-glucan (callose) is a probable precursor of cellulose of cotton fibres // *Nature*. – 1981. – **289**. – P. 821–822.
9. Delmer D. Cellulose biosynthesis : Exciting times for a difficult field of study // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* – 1999. – **50**. – P. 245–276.
10. Cui X., Shin H., Song C. et al. A putative plant homolog of the yeast  $\beta$ -1,3-glucan synthase subunit FKS1 from cotton (*Gossypium Hirsutum* L.) Fibers // *Planta*. – 2001. – **231**. – P. 223–230.
11. Doblin M.S., Meils L.D., Newbiggin E. et al. Pollen tubes of *Nicotiana glauca* express two genes from different  $\beta$ -1,3-glucan synthase families // *Plant Physiol.* – 2001. – **125**. – P. 2040–2052.
12. Hong Z., Delauney A.J., Verma D.P.S. A cell plate-specific callose synthase and its interaction with phragmoplastin // *Plant Cell*. – 2001. – **13**. – P. 755–768.
13. Ostergaard L., Petersen M., Mattsson O., Mundy J. An *Arabidopsis* callose synthase // *Plant Mol. Biol.* – 2002. – **49**. – P. 559–566.
14. Li J., Burton R.A., Harvey A.J. et al. Biochemical evidence linking a putative callose synthase gene with (1–3)- $\beta$ -D-glucan biosynthesis in barley // *Plant Mol. Biol.* – 2003. – **53**. – P. 213–225.
15. Горшкова Т.А., Николовски Н., Финаев Д.Н. Клеточная стенка растений – камень преткновения для молекулярных биологов // *Физиология растений*. – 2005. – **52**, № 3. – С. 443–462.
16. Абрамова Л.И., Авалкина Н.А., Голубева Е.А. и др. Синтез и отложение каллозы в пыльниках и семяпочках у мейотических мутантов кукурузы (*Zea mays*) // *Физиология растений*. – 2003. – **50**, № 3. – С. 366–372.
17. Hoson T. Apoplast as the site of response to environmental signals // *J. Plant Res.* – 1998. – **111**, № 1101. – P. 167–177.
18. Jaffe M.J., Leopold A.C. Callose deposition during gravitropism of *Zea mays* and *Pisum sativum* and its inhibition by 2-deoxy-D-glucose // *Planta*. – 1984. – **161**. – P. 20–26.
19. Недуха О.М., Кордюм Є.Л., Даневич Л.А. Вплив гіпогравітації на вміст калози в клітинах протонеми *Funaria hygrometrica* Hedw. // *Укр. бот. журн.* – 1988. – **45**, № 6. – С. 58–60.
20. Кордюм Є.Л., Білявська Н.О., Веденічева Н.П. та ін. Вплив помірного водного дефіциту на структурно-функціональну організацію рослин *Alisma plantago-aquatica* L. в природних умовах. – Київ, 1997. – 32 с.
21. Кордюм Е.Л., Сытник К.М., Бараненко В.В. и др. Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях. – Киев : Наук. думка, 2003. – 273 с.
22. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений – М.: Агропромиздат, 1988. – 271 с.
23. Наумов Н.А., Козлов В.Е. Основы ботанической микротехники – М.: Сов. наука, 1954. – 312 с.
24. Currier H.B., Strugger S. Aniline blue and fluorescence microscopy of callose in bulb scales of *Allium cepa* L. // *Protoplasma*. – 1956. – **45**. – P. 552–559.
25. Введение в количественную цитохимию : Пер. с англ. / Под ред. В.Я. Бродского, Н.И. Полякова. – М.: Мир, 1969. – 439 с.
26. Hsiao T.C. Plant responses to water stress // *Annu. Rev. Plant Physiol.* – 1973. – **24**. – P. 519–570.
27. Пустовойтова Т.Н., Жолкевич В.Н. Основные направления в изучении влияния засухи на физиологические процессы у растений // *Физиология и биохимия культур. растений*. – 1992. – **24**, № 1. – С. 14–27.
28. Kartusch R. On the mechanism of callose synthesis induction by metal ions in onion epidermal cells // *Protoplasma*. – 2003. – **220**. – P. 219–225.
29. Ehwald R., Michael W., Titel C. et al. The cell wall as a barrier for extrafascicular transport of polymers, water and low-molecular-weight solutes // Тезиси IV с'їзда общества физиологов растений России. – М., 1999. – С. 305.
30. Емельянов В.И. Механизм кальций-независимого индуцированного отложения каллозы в растительных клетках // *Доп. НАН України*. – 2010. – № 7. – С. 146–149.



31. Kohle H., Jeblick W., Poten F. et al. Chitosan elicited callose synthesis in soybean cells as a  $\text{Ca}^{2+}$ -dependent process // *Plant Physiol.* – 1985. – **77**. – P. 544–551.
32. Bhuja P., McLachlan K., Stephens J., Taylor G. Accumulation of 1,3- $\beta$ -D-glucans, in response to aluminium and cytosolic calcium in *Triticum aestivum* // *Plant Cell Physiol.* – 2004. – **45**, № 5. – P. 543–549.
33. Kauss H., Kohle H., Jeblick W. Proteolytic activation and stimulation by  $\text{Ca}^{2+}$  of glucan synthase from soybean cells // *FEBS Lett.* – 1983. – **158**. – P. 84–88.
34. Kauss H., Jeblick W. Influence of free fatty acids, lysophosphatidylcholine, platelet-activating factor, acylcarnitine, and echinocandin B on 1,3- $\beta$ -D-glucan synthase and callose synthesis // *Plant Physiol.* – 1986. – **80**. – P. 7–13.
35. Kauss H. Callose biosynthesis as a  $\text{Ca}^{2+}$ -regulated process and possible relations to the induction of other metabolic changes // *J. Cell Sci.* – 1985. – **79**, Suppl. 2. – P. 89–103.
36. Virk S., Cleland R. Calcium and the mechanical properties of soybean hypocotyl cell walls : Possible role of calcium and protons in cell-wall loosening // *Planta.* – 1988. – **176**, № 1. – P. 60–67.
37. Knight H., Trewavas A.J., Knight M.R. Calcium signaling in *Arabidopsis thaliana* responding to drought and salinity // *Plant J.* – 1997. – **12**. – P. 1067–1078.
38. Белявская Н.А. Локализация кальция в клетках апексов корней *Alisma plantago-aquatica*, произрастающих в разных условиях водного режима // *Цитология и генетика.* – 1997. – **31**, № 3. – С. 10–16.
39. Taylor C.W., Marshall C.B. Calcium and inositol 1,4,5-trisphosphate receptors: a complex relationship // *Trends Biochem. Sci.* – 1992. – **17**, № 10. – P. 403–407.
40. Einspahr K.J., Thompson G.A.Jr. Transmembrane signaling via phosphatidylinositol 4,5-bisphosphate hydrolysis in plants // *Plant Physiol.* – 1990. – **93**, № 2. – P. 361–366.
41. Currier H.B. Callose substance in plant cells // *Amer. J. Bot.* – 1957. – **44**, № 6. – P. 478–488.
42. Демків О.Т. Калоза в протонемі *Funaria hygrometrica* Hedw. // *Укр. бот. журн.* – 1975. – **32**, № 1. – С. 47–51.

Надійшла 28.09.12