

М.М. ЩЕРБАТЮК

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

СТРУКТУРНО-МЕТАБОЛІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ІНТЕРКАЛЯРНОГО РОСТУ СТЕБЛА

Ключові слова: зони інтеркалярного росту, інтеркалярна меристема, інтеркалярний ріст, міжвузля, стебло

Як відомо, стебла злаків та багатьох інших видів однодольних і деяких дводольних рослин ростуть за рахунок діяльності інтеркалярних меристем, тобто меристем зон вставного росту, що знаходяться на певній відстані від конуса наростання. Хоча формування пагонів у злаків відбувається досить однотипно, багато аспектів фізіології їх росту та розвитку залишаються недостатньо вивченими. Тому метою даної статті є аналіз та узагальнення існуючих даних, а також окреслення перспектив вивчення фізіологічних особливостей росту рослин, для яких характерний інтеркалярний ріст.

Загальна характеристика інтеркалярної меристеми

У конусі наростання стеблової бруньки злаків дуже рано починається формування генеративних органів, тому апікальна меристема практично не бере участі у процесі видовження стебла. Цю функцію виконує інтеркалярна меристема міжвузлів, яка не є похідною верхівкової меристеми, а диференціюється із паренхімних клітин *de novo* [22, 66]. Цей висновок базується на даних про те, що інтеркалярний ріст стебла в онтогенезі рослин починається порівняно пізно. У процесі формування стебла першою починає рости листкова пластинка, потім — піхва листка і лише в останню чергу — міжвузля. Також у конусі наростання стеблової бруньки злаків немає чітко вираженої серцевинної меристеми. Зона ініціації інтеркалярної меристеми знаходиться на значній відстані від верхівки стебла. Апікальна й інтеркалярна меристеми відрізняються за морфогенетичними функціями. Все це засвідчує, що формування інтеркалярної меристеми є вторинним процесом, не пов'язаним безпосередньо з діяльністю апікальної меристеми.

У ряді праць досить детально розглядаються питання генезису інтеркалярної меристеми [22, 55, 56, 66]. Згідно з Б. Шарменом [66], формування інтеркалярної меристеми у зачатковому стеблі *Zea mays* L. починається в ділянці прикріплення четвертого (від конуса наростання) листка. Ця меристема належатиме міжвузлю п'ятого листка, котрий починає вихід з трубки.

За наявними даними, в результаті функціонування конусу наростання формуються листові примордії і вісь стебла. Біля основи листового примордія

© М.М. ЩЕРБАТЮК, 2007

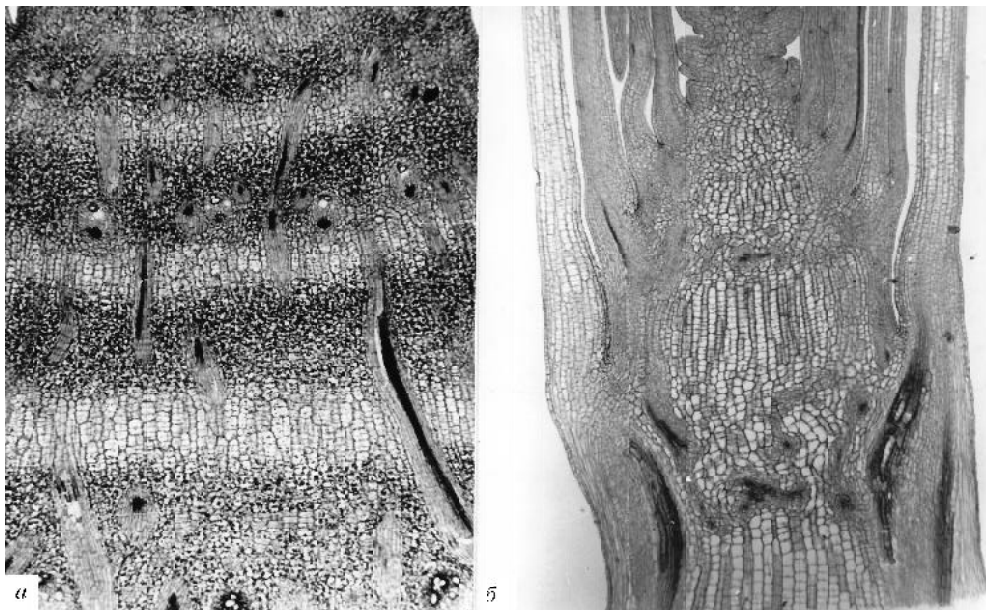


Рис. 1. Формування інтеркалярної меристеми в стеблі *Zea mays* (а) і *Triticum aestivum* (б). 10x4x

Fig. 1. A formation of intercalary meristem in shoot of *Zea mays* (a) and *Triticum aestivum* (б). 10x4x

і периферійної частини осі діаметр стебла порівняно швидко збільшується внаслідок того, що тут клітини зберігають високу мітотичну активність. Одночасно стебло видовжується. В цей час воно росте за рахунок поділу клітин у різних щодо осі площинах. Зародкове стебло на цьому етапі розвитку можна умовно поділити на ряд сегментів, котрі складаються із зародкового листка і ділянки стебла, до якої він прикріплений. Ділянку називають «інсерційним диском» [34, 66]. У нижній частині цієї ділянки диска починається поділ клітин у площині, перпендикулярній осі пагона. Початок формування інтеркалярної меристеми пов'язують з цією подією (рис. 1¹) [22].

Орієнтовані поділи клітин спочатку виявляються в центральній частині стебла, а потім поширюються на всю його площину. Внаслідок поділу дедалі більшого числа клітин у заданій площині утворюються ряди клітин, зорієнтованих вертикально. Вони і складають інтеркалярну меристему (рис. 2). Поява в стеблі інтеркалярної меристеми фактично є початком формування міжвузлів. На думку Г.Г. Мартина [22], закладання інтеркалярної меристеми і формування міжвузля стебла слід вважати єдиним морфогенетичним процесом.

Інтеркалярні меристеми належать до систем з обмеженою кількістю поділів. Популяція клітин меристеми не розділена на дві групи, як, наприклад, у коренях з необмеженим типом росту. Тут немає центру спокою, а лише

¹ Рисунок 1 та 2 зроблено канд. біол. наук Г.Г. Мартином.

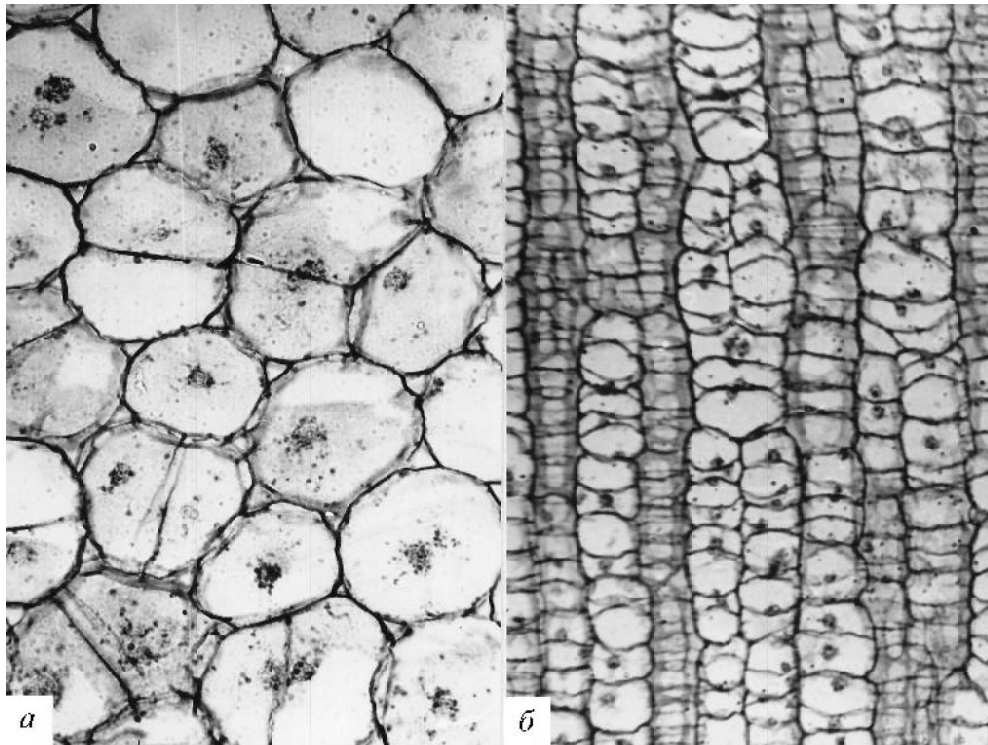


Рис. 2. Поділ клітин основної паренхіми стебла *Zea mays* в осевій площині (а) спричинює збільшення числа вертикальних рядів (б). 25x4x (а) та 12,5x4x (б)

Fig. 2. A division of the ground parenchyma cells of *Zea mays* shoot in axial plane (a) reduce to quantity increase of vertical rows (b). 25x4x (a) and 12,5x4x (b)

досить однорідна маса меристематичних клітин, які діляться з високою швидкістю протягом короткого відрізка часу [16].

Якщо використати як основний критерій неоднорідності будови ростучого міжвузля поділ і розтягування клітин, то його можна розділити на відповідні зони. Клітини міжвузля мають різні розміри, морфологію та перебувають на різних стадіях диференціації (рис. 3, за Я.А. Дудинським [14]). Інтеркалярна меристема (близько 5 мм у 6-сантиметрового міжвузля *Zea mays*) розташовується у міжвузлі не безпосередньо над морфологічно нижнім вузлом, а відділяється від нього ділянкою в 5—7 мм немеристематичних клітин, які, у своєю чергу, формують підмеристематичні зони розтягування та диференціації (на рисунку їх подано як підмеристему). Перехід від інтеркалярної меристеми до нижньої зони розтягування досить різкий, тут клітини швидко збільшуються і на відстані 1,5—2,0 мм від інтеркалярної меристеми досягають остаточних розмірів. Верхня зона розтягування знаходиться над меристемою і у 6-сантиметрового міжвузля *Zea mays* має довжину понад 30 мм [3, 14]. Перехід від інтеркалярної меристеми до верхньої зони розтягування відбувається більш непомітно — розміри клітин збільшуються поступово на

Рис. 3. Розташування зон інтеркалярного росту міжвузля *Zea mays*: *a* — підмеристема; *b* — зона інтеркалярної меристеми; *в* — зона розтягування; *г* — зона диференціації

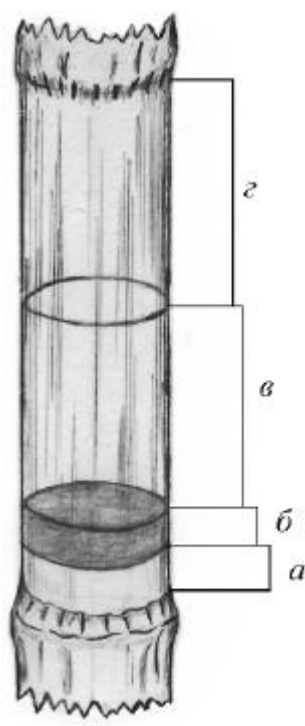
Fig. 3. Intercalary growth's zones of *Zea mays* internode: *a* — region under meristem; *b* — zone of intercalary meristem; *в* — elongation zone; *г* — differentiation zone

відстані багатьох міліметрів. Головним чином, міжвузля росте за рахунок росту розтягуванням клітин цієї зони. Над нею знаходиться зона остаточної диференціації, або зрілих клітин. Звичайно зони інтеркалярного росту не мають чітких меж, однак за висотою клітин можна досить точно встановити довжину тієї чи іншої зони. Довжина зон у процесі росту швидко змінюється. Особливо це стосується ділянок інтеркалярної меристеми та зрілих клітин. Так, зона інтеркалярної меристеми спочатку збільшується, а потім зменшується, ділянка ж зрілих клітин збільшується до завершення росту міжвузля, коли воно повністю сформоване зрілими клітинами.

Для ростучого міжвузля характерне явище натягу тканин. Воно виявляється в тому, що зовнішні клітинні шари, передусім епідерма, перебувають у стані фізичного розтягнення, а внутрішні тканини у процесі росту залишаються стисненими. Вважається, що натяг тканин разом з тургорним тиском у кожній клітині надає фізичної міцності ростучому міжвузлю [30].

Інтеркалярна меристема вже від часу виникнення густо пронизана провідними тяжами. Під час інтенсивного поділу і розтягування клітин елементи протоксилеми і протофлоєми можуть збільшуватись, а потім руйнуватись, у результаті на ксилемному боці провідного пучка утворюється порожнина — протоксилемна лакуна, яка частково може брати на себе транспортну функцію [47, 48, 50]. Руйнування зрілих елементів первинної ксилеми і флоєми в цих ділянках призводить також до затримки транспорту поживних речовин, що, можливо, слугує забезпеченню підвищеної потреби меристеми в асимілятах та мінеральних речовинах [30]. Своєю чергою, новоутворені структури провідного пучка, які складаються з елементів метаксилеми та метафлоєми, беруть на себе транспортну функцію [48, 50].

Значна кількість праць, присвячених меристематичній діяльності стебла однодольних рослин, датується серединою минулого століття і переважно стосується загальних закономірностей та особливостей анатомічної диференціації зон росту. Саме до цього періоду належать ґрунтовні дослідження росту і диференціації клітин по всій довжині міжвузля, виділення та вивчення в міжвузлях зон з різною проліфераційною та синтетичною активністю клітин [27, 29, 66].



Н.О. Ордіна [27, 29], досліджуючи ріст стебла *Triticum aestivum* L., розділила період росту міжвузля на ряд етапів. Першому етапу росту відповідає міжвузля, довжина якого не перевищує 1 мм і воно цілком складається із меристематичних клітин. На другому етапі воно досягає довжини 2—3 мм. У цей час у міжвузлі формуються нижня і верхня зони розтягування. На третьому етапі міжвузля має нижню зону диференціації клітин, зону розтягування, зону меристеми і верхні зони розтягування та диференціації. На четвертому етапі міжвузля вже не має інтеркалярної меристеми, а сформоване нижньою та верхніми зонами зрілих клітин і розташованою між ними зоною розтягування. На п'ятому етапі міжвузля складається з повністю диференційованих тканин, ростові процеси завершено.

Н.О. Ордіна розробила основні методичні підходи вивчення меристематичної активності стебла *Triticum aestivum* [28], а також запропонувала методику, яка дозволяє об'єктивно визначати протяжність зони інтеркалярної меристеми ростучого міжвузля. Ця методика дала можливість, крім того, з'ясувати відносну роль поділу і розтягування клітин у зоні інтеркалярного росту та спостерігати зміни, які відбуваються в міру росту міжвузля.

Ріст міжвузлів

Аналізуючи причини формування у стеблі міжвузлів різних розмірів, Т.І. Серебрякова [34] вказує, що швидкість росту міжвузлів залежить від ряду факторів, насамперед від віку та фази розвитку пагона. Вкорочені міжвузля у зоні кушіння багатьох злаків ростуть виключно за рахунок поділу клітин. Тут клітини, практично не розтягуючись, переходять у постійні тканини. Залежність довжини міжвузля від поділу клітин відзначає також Р. Гаррісон [57].

Тривалість і швидкість розвитку окремого міжвузля насамперед залежить від віку та фази розвитку стебла. Спочатку міжвузля росте повільно, за рахунок клітинного поділу, згодом, при переході клітин до росту розтягуванням, видовження значно прискорюється, а у зрілого міжвузля — сповільнюється. У період активного видовження міжвузля, розташоване вище міжвузля росте повільно і починає інтенсивно видовжуватись, коли сповільнюється ріст міжвузля, розташованого нижче [30, 48].

Зазначається [22], що зачаткове міжвузля вже від часу появи виконує подвійну фізіологічну функцію. З одного боку, воно є твірною тканиною, яка забезпечує ріст стебла у висоту, а з іншого — ділянкою стебла з усіма притаманними йому функціями. Аналіз клітинного росту стебла *Zea mays* показав, що періоди росту, відносно повільного на початку онтогенезу і швидкого у фазу виходу в трубку та формування волоті, можна пояснити, виходячи з процесів поділу і розтягування клітин. Автор зазначає, що під час формування зачаткових міжвузлів у них відсутнє розтягування клітин, що і обумовлює повільний ріст стебла. Швидкість росту підвищується в міру того, як дедалі більше клітин у міжвузлях переходить до росту розтягуванням.

Досліджуючи особливості росту ряду однорічних злаків (*Triticum aestivum*, *Hordeum vulgare* L., *Secale cereale* L., *Zea mays*, *Sorghum bicolor* (L.) Moench) у польових умовах, В.С. Шевелуха [44, 45] виявив, що максимальною швидкістю росту стебла була вдень, а мінімальною — рано-вранці. На думку автора, різниця в швидкості росту визначається переважно зовнішніми умовами, однак існує генетично зумовлений потенційний максимум. Швидкість росту стебла злаків збільшується з віком, і їх видовження практично припиняється до моменту цвітіння [7].

У *Zea mays* диференціація стебла на міжвузля відбувається на ранніх етапах онтогенезу [21]. Проте функціонально і фізіологічно міжвузля стебла не є однотипними. Проводячи статистичний аналіз росту стебла *Zea mays* гібриду Дніпровський 247 МВ, усі міжвузля умовно поділяли на три яруси: нижнього ярусу (1—5), які беруть участь у процесі росту на початкових етапах, середнього ярусу (6—9), за рахунок яких стебло видовжується у період активного росту, верхнього ярусу (10—13), що визначають висоту стебла на завершальних етапах [25].

Аналіз допоміг встановити, що від появи проростків до повної диференціації міжвузлям нижнього ярусу властивий логарифмічний характер росту, середнього — лінійний та логарифмічний, верхнього — послідовно експоненціальний, лінійний і логарифмічний, для всього стебла — лінійний та логарифмічний. Також було показано, що у процесі росту всього стебла міжвузля середнього ярусу відіграють особливу роль. Вони ростуть у віковий оптимум рослини, існує значна лінійна залежність маси сухої речовини для всього стебла від відповідних показників 5—10 міжвузлів [25, 26].

За нормальних для росту умов кожне міжвузля формується дещо довшим, аніж попереднє. Найчастіше у стеблі злаків найдовшим є верхнє міжвузля. Несприятливі умови у період росту стебла призводять до припинення росту чергових міжвузлів, які у сформованому стані залишатимуться вкороченими [30]. Також за умов підвищеної взаємодії рослин, наприклад, у загущених посівах *Zea mays*, міжвузля формуються тонкими та видовженими. Відповідно, у таких умовах значно зменшується маса органів надземної частини рослини [32].

Існує закономірний зв'язок між стадійним станом розвитку рослин та умовами середовища [45]. У *Zea mays* морфологічно він виявляється етапами органогенезу волоті та інтеркалярним ростом у довжину кожного із міжвузлів. За сприятливих умов на кожному етапі онтогенезу міжвузля можуть досягати максимальної довжини. Було також показано, що в тих випадках, коли качани формуються майже синхронно з волоттю, крива приросту стебла є одновершинною. Коли качани формуються пізніше, то крива приросту має дво- чи багатoverшинний характер [21].

Анатомо-цитологічні особливості інтеркалярного росту

Праці Я.А. Дудинського [8—14] розкривають широке коло проблем функціонування клітин зон інтеркалярного росту. Гістохімічні дослідження міжвузлів *Zea mays* та *Sorghum bicolor* показали чітку диференціацію активності ферментів

у цих зонах. Так, найвищу активність цитохромоксидази виявлено в клітинах, розташованих безпосередньо під інтеркалярною меристемою. Активність ферменту мінімальна в меристематичних клітинах і лише з їх переходом до росту розтягуванням починає зростати, а досягнувши певного рівня, зберігає його незмінним і в диференційованих клітинах [8]. Гістохімічні дослідження показали, що активність пероксидази та поліфенолоксидази вища в меристемі [9], сукцинатдегідрогенази і каталази — у зонах розтягування і диференціації. Найвища активність фосфорилази не завжди корелює з локалізацією крохмальних зерен і виявлена у верхніх зонах розтягування і диференціації [13]. Показано, що найбільшу кількість ліпідів містять клітини інтеркалярної меристеми. В міру переходу до росту розтягуванням, а потім — до диференціації клітини основної паренхіми характеризуються меншим вмістом ліпідів. Стосовно крохмалю спостерігається протилежна ситуація — у меристематичних клітинах його мало, а найбільше крохмальних зерен міститься у паренхімних клітинах вузлів і в їх прошарку, розташованому між вузлом та інтеркалярною меристемою [11]. Поліфеноли виявлені у клітинах по всій довжині міжвузля, а найбільший їх вміст відзначали в клітинах нижньої частини меристеми на межі з нижньою зоною розтягування [13].

На підставі зміни активності ферментів або вмісту перелічених речовин автор робить слушний висновок, що одні з них (каталаза, фосфорилаза, ліпіди) переважно пов'язані лише з етапами росту і диференціації, а інші (сукцинатдегідрогеназа, цитохромоксидаза, поліфенолоксидаза, пероксидаза, крохмаль, поліфеноли) — з внутрішньотканинною диференціацією клітин [13].

Слід зауважити, що клітини ділянки між вузлом і меристемою характеризуються високою активністю ферментів та значним вмістом речовин пластичного і енергетичного обміну. Крім того, тут є острівці меристематичних клітин, з яких можуть формуватися додаткові корені. У диференційованому міжвузлі підмеристематичні клітини тривалий час не відмирають. Є припущення, що клітини цієї зони беруть участь у реутилізації компонентів протопластів основної паренхіми міжвузля [10, 13].

Методичні підходи до вивчення метаболізму інтеркалярного росту злаків, розроблені у 1960-х рр. у відділі фізіології рослин Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного [14], залишаються актуальними дотепер. Зазначається, що міжвузля *Triticum aestivum*, *Hordeum vulgare*, *Secale cereale* є малоприсадними для вивчення біохімічними методами, як об'єкт для даного типу досліджень рекомендується *Zea mays*, з міжвузлів якої легко вдається вилучити 200—250 г однієї лише меристематичної тканини.

Фізіолого-біохімічна характеристика інтеркалярного росту

До теперішнього часу у фізіологічному та біохімічному плані детально досліджено апікальний тип росту, особливо у фазу проростання насіння, а також фізіолого-біохімічні особливості конусів наростання однодольних та дводольних рослин. Лише в незначній кількості праць розглядаються фізіоло-

го-біохімічні особливості інтеркалярного росту. Переважно ці праці з'явилися у 60—70-х рр. минулого століття [13, 23, 24, 35, 37].

Стебла однодольних рослин мають своєрідну організацію, що, мабуть, і забезпечує їм високу швидкість й ефективність росту. Відповідно, клітини ростових зон міжвузлів, відрізняючись одна від одної цитологічно, повинні мати різну інтенсивність метаболізму. З'ясувалося, що з розрахунку на масу сирової і сухої речовини інтенсивність дихання в міру росту та диференціації міжвузлів *Zea mays* поступово спадає, а з розрахунку на одну усереднену клітину — поступово зростає. В розрахунку на одиницю маси білків, ДНК і РНК інтенсивність дихання знижується в ділянці зони розтягування клітин і значно зростає — в зоні диференціації. Підмеристема поглинає кисень досить інтенсивно; з розрахунку на 1 г маси сирової і сухої речовини 284 та 322 мкл O_2 /год і є близькою до інтеркалярної меристеми, де об'єм поглинутого кисню становив 360 і 456 мкл O_2 /год [23].

Вивчення амінокислотного обміну клітин паренхіми показало, що в міру росту вміст вільних амінокислот у них суттєво збільшується у різних видів рослин. Так, для *Polygonum coriarium* Grig. відзначено збільшення вмісту у 8 разів, для *Zea mays* — у 10, для *Helianthus annuus* L. — в 22 рази. Автори цього дослідження вважають, що, очевидно, така різниця пов'язана зі збільшенням об'ємних розмірів клітин. За час свого розвитку об'єм клітин *Polygonum coriarium* зростає в 14,4 раза, *Zea mays* — у 17,6 раза і *Helianthus annuus* — у 36 разів. Також встановлено, що клітини зон інтеркалярного росту *Zea mays* на всіх фазах розвитку містять велику кількість аланіну, гліцину, серину, аспарагінової та глютамінової кислот [24, 37, 39]

Основну роль у метаболізмі ростучого міжвузля *Zea mays*, очевидно, відіграють глютамінова, аспарагінова кислоти і серин. Якісний склад амінокислот зон росту практично однаковий, проте кількісні співвідношення різні [4, 39]. Показано, що в період росту міжвузля в ньому активні обидва шляхи первинної асиміляції аміаку — глютаматдегідрогеназою та глютаматсинтетазою. Водночас у міжвузлі не відбувається значного відновлення нітратів за участю нітратредуктази [38].

У ксилемному соку *Zea mays* виявлені досить значні кількості білка, його концентрація вища на етапах, коли міжвузля складається з двох зон — меристеми і розтягування. У ростучому стеблі концентрація розчинного білка протягом усієї вегетації зменшується, а загальний вміст білка — збільшується [4, 26].

Таким чином, у процесі росту міжвузлів стебла *Zea mays* у клітинах основної паренхіми змінюються шляхи метаболізму, що забезпечує нагромадження різних азотовмісних речовин, а саме амінокислот, нітратів, білків. Також відбувається їх перетворення, пов'язане з роботою ключових ферментів азотного обміну [6]. Доведено, що водночас збільшується вміст нітратів у тканинах міжвузлів та їх концентрація у ксилемному соку, який проходить через провідну систему міжвузля. Очевидно, це свідчить про резервування нітратів у тканинах міжвузлів у процесі росту [38].

Досліджуючи вміст нуклеїнових кислот у зонах росту міжвузлів *Zea mays*, виявлено, що максимальна кількість ДНК, РНК та білків на 1 г маси сухої речовини міститься у меристематичній зоні, хоча абсолютна кількість цих речовин збільшується в міру росту клітин, досягаючи максимуму в зоні диференціації (в розрахунку на одну клітину). У процесі розтягування та диференціації клітини інтенсивно нагромаджують нуклеїнові кислоти і білки, однак їх концентрація в міру росту клітин зменшується у зв'язку зі зростанням оводненості клітин. Зона розтягування над меристемою відрізняється від підмеристематичної більшим вмістом нуклеїнових кислот. Зона диференціації характеризується досить високою концентрацією ДНК і відносно незначною кількістю, порівняно з іншими зонами, РНК. Розміри клітин цієї зони не збільшуються, проте вміст нуклеїнових кислот і білків продовжує зростати. Припускають, що в цей час у клітинах триває синтез ферментів, необхідних для метаболічних процесів [24, 35, 36].

Міжвузля *Zea mays* не є гомогенними за розподілом іонів кальцію, магнію та калію. Спостерігаються різкі зміни у співвідношенні загального вмісту та активності іонів кальцію і магнію у клітинах меристематичних зон, розтягування та диференціації. Відзначається підвищена активність іонів Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^{+} у тканинах, переважна кількість клітин яких знаходиться у фазі поділу. У меристематичних клітинах виявлена також вода, яка не підлягає виморожуванню за температур значно нижчих ($-40\text{ }^{\circ}\text{C}$), ніж це характерно для клітин зони диференціації ($-9\text{ }^{\circ}\text{C}$) і зони розтягування ($-29\text{ }^{\circ}\text{C}$) [5].

Фітогормональна регуляція інтеркалярного росту

На важливу роль фітогормонів у регуляції ростових процесів стебла злаків вказується у праці П.Б. Кауфман [60]. Тут зазначено, що гормональний контроль процесів клітинного росту стебла здійснюється шляхом формування певних концентраційних градієнтів окремих фітогормонів поділ та ріст клітин стебла рослин, для яких інтеркалярний ріст є характерним. Проблема полягає в тому, щоб зрозуміти, як вони взаємодіють, оскільки впливи різних фітогормонів значною мірою перекриваються, дублюють або підсилюють один одного, а іноді є протилежними [42].

Фітогормони індукують поділ, ріст розтягуванням та диференціацію клітин шляхом регуляції експресії різних генів залежно від типу клітин. Специфічний локальний вплив визначається багатьма факторами, зокрема синергізмом й антагонізмом фітогормонів, наявністю певної кількості рецепторів для кожної групи гормонів та процесами передачі гормонального сигналу всередині клітини [53, 59]. Гормональна регуляція впливає на перебіг усіх біохімічних і фізіологічних процесів у рослинному організмі. Вона ніби синхронізує всі етапи онтогенезу. Завдяки гормональній регуляції під впливом екзогенних факторів може змінюватися хід внутрішнього біологічного часу, тобто ті чи інші етапи реалізації генетичної програми рослинного організму проходять швидше або повільніше, залежно від суми впливів зовнішнього середовища [49].

Встановлено, що після обробки екзогенним гібереліном *Zea mays* і *Sorghum bicolor* у фазу вегетативного росту інтенсифікується ріст нижніх міжвузлів. На 20-ту добу оброблені міжвузля рослин ставали втричі довшими і в 3,3 раза більшими за об'ємом, аніж міжвузля контрольних рослин, хоча контрольні мали значно більший діаметр. Фактично обробка сприяла збільшенню у міжвузлях зони розтягування клітин. При цьому розмір інтеркалярної меристеми практично не змінювався. Ріст міжвузлів дослідних рослин незабаром припиняється, тоді як у контрольних триває ще кілька діб. Показано, що гіберелінова кислота (ГК₃), прискорюючи ріст, зменшує його тривалість. Фітогормон змінює площину поділу клітин, що спричинює утворення більшого числа клітин за довжиною і меншого — за діаметром міжвузля, не впливаючи на загальну кількість клітин основної паренхіми міжвузлів [12, 13].

Екзогенна ГА₃ здатна прискорювати настання фази формування волоті у *Zea mays*, цитокинін (6-БАП), своєю чергою, гальмує цей процес. Водночас вказується, що ступінь впливу екзогенних фітогормонів значною мірою залежить як від зони обробки, так і від ендogenousного гормонального балансу в момент обробки [15]. Взагалі метаболізм гіберелінів є дуже складним. Відома велика кількість ендogenousних гібереліноподібних речовин різних груп рослинних організмів, і лише деякі з них мають значну фізіологічну активність. На активність експресії генів біосинтезу гіберелінів впливають як ендogenousні фактори (фаза розвитку рослинного організму, наявність інших фітогормонів), так і екзогенні (передусім фотоперіод) [58].

На ступінь видовження міжвузлів, крім несприятливих чинників зовнішнього середовища, суттєво діють генеративні органи. В експериментах з використанням прийомів декапітації пагона та їх обробки екзогенними фітогормонами показано, що верхівкова брунька впливає на активність інтеркалярної меристеми. Декапітація стебла гальмувала видовження міжвузлів, а обробка гібереліном (ГА₃) та бензиладеніном відновлювала ростові процеси, замінюючи дію зрізаних частин. Обробка декапітованих пагонів ІОК давала незначний позитивний ефект. Проте в разі використання суміші фітогормонів ІОК знімала стимулюючу дію бензиладеніну і не впливала на ростовий ефект, спричинений гібереліном. Дія гіберелінової кислоти виявлялась у стимуляції як поділу, так і розтягування клітин міжвузлів декапітованих рослин. Характерно, що зрілі клітини міжвузлів декапітованих рослин більші, ніж контрольні. Ця різниця зникала, коли обробляли гібереліном та бензиладеніном. Отримані дані спонукали до висновку, що фітогормони, які надходять з верхівки пагона, певним чином контролюють ріст міжвузлів [55, 56].

Флоральний морфогенез контролює родина генів, яка дістала назву TERMINAL FLOWER 1 (TFL1)/CENTRORADIALIS (CEN). Є дані, що особини *Oryza sativa* L., мутантні за генами *Oscen1* та *Oscen2*, характеризуються ненормальною архітектурою волоті. Крім того, ці рослини відрізняються від нормальних сповільненим ростом, більшим числом коротших міжвузлів, які мають змінений радіальний профіль [68].

На прикладі *Zea mays* та *Hordeum vulgare* показано, що низький концентраційний рівень гіберелінів та ауксинів у ростучому стеблі спричинює гальмування росту і розвиток карликовості [52, 65]. Порівняльний аналіз фітогормонального комплексу міжвузлів карликових мутантів та нормальних рослин *Zea mays* засвідчив чітку різницю у вмісті фітогормонів [2, 41]. При цьому карликовість у рослин з інтеркалярним типом росту визначається зменшенням довжини клітин міжвузлів за однакової їх кількості, як, наприклад, у *Oryza sativa* [53].

Оскільки в листках активно синтезуються фітогормони, які впливають на ріст і диференціацію стебла, то його видалення або затінення на ранніх етапах розвитку виявляється у зміні структури міжвузлів стебла [46].

Як відзначалося, гібереліни відіграють надзвичайно важливу роль у регуляції росту стебла [42]. У *Triticum* були отримані мутації в генах, відповідальних за їх регуляторну функцію. Ці гени дістали назву Rht (Reduced Height) [64]. Кодований ними білок-репресор блокує активацію росту стебла. Своєю чергою, гіберелін знімає репресію, а мутації в генах Rht роблять кодований ними білок нечутливим до гібереліну. Отримані таким чином рослини мали вкорочене і потовщене стебло. Гени, які мутували, названі генами карликовості [20, 64]. Крім того, відомо кілька типів мутацій *anther ear* і *dwarf*, проявом яких є тичинки у жіночому суцвітті та карликовість (вкорочені міжвузля). Ці мутації стосуються генів, що кодують різні ферменти синтезу гормону. Продуктами експресії генів *an1* і *d3* дійсно виявилися ферменти біосинтезу гіберелінів: *ent*-кауренсинтаза А та один із цитохромів P450. Обробка фітогормоном знімає прояв даних мутацій [43].

Однак не лише рослини із генетичними змінами в метаболізмі гіберелінів мають карликовий габітус. У деяких карликових мутантів *Zea mays* відзначали також високий рівень ендогенної АБК [53, 67]. Підвищений рівень біосинтезу етилену у *Triticum* теж може призводити до формування карликових форм [53].

Визначення якісного та кількісного складу фітогормонів міжвузлів стебла *Zea mays*, а саме 5-го ростового, 7-го й 11-го міжвузлів, на яких формуються качан та волоть у різних стадіях їх розвитку, показало, що значний вміст вільних форм індолілоцтової кислоти, цитокінінів, ГК₃ та гібереліноподібних речовин є характерним для меристематичних тканин. Диференціація міжвузлів супроводжується накопиченням кон'югованих форм вищеназваних гормонів. Стосовно ж абсцизової кислоти, то максимальна кількість її вільної форми зафіксована у період завершення ростових процесів, а зв'язаної — на стадії інтенсивного росту міжвузлів [40].

Встановлено, що важливу роль у гормональній системі рослин відіграють ауксини та цитокініни [18, 19, 31, 33, 61], які відповідають за реалізацію двох найважливіших генетичних програм — утворення стебла та кореня. Взаємодіючи за принципом позитивного зворотного зв'язку, вони забезпечують розвиток рослинного організму. Ауксини індують формування нових коренів, що, своєю чергою, активізує синтез цитокінінів кореневою системою, а це, відповідно, сприяє закладанню в апексі стебла нових метамерів.

У більшості випадків етилен розглядають як гормон інгібуючої дії, однак у *Oryza sativa* він, навпаки, стимулює ріст стебла. Насамперед це стосується росту розтягуванням. Стимуляція продовжується доти, поки верхня частина пагона не досягне поверхні води й етилен зможе вивільнитися в атмосферу. Занурені у воду пагони та листки дуже повільно віддають етилен у середовище через його низьку розчинність у воді. Таким чином, рослини пристосовуються до висоти рівня води [53]. Подальші дослідження показали, що за умов затоплення підвищується рівень біосинтезу етилену, який, своєю чергою, зменшує рівень ендогенної АБК. Гібереліни, з іншого боку, негайно прискорюють видовження міжвузлів шляхом активації експресії генів у меристематичних клітинах. Білки, які кодуються цими генами, є ключовими у процесі росту розтягуванням. Швидкість росту значною мірою зумовлюється балансом між ендогенними гіберелінами та АБК [61–63].

Брассиностероїди теж характеризуються різноманітними фізіологічними ефектами. Зазвичай вони контролюють ріст стебла [51]. Так, мутанти *Oryza sativa dwarf1*, у яких порушений біосинтез брассиностероїдів, мають різноманітні відхилення в рості та розвитку органів, у тому числі порушення процесу елонгації клітин стебла. Екзогенне внесення гормонів відновлює нормальний перебіг процесів росту та розвитку [1].

Дослідження впливу умов мінерального живлення на фітогормональний баланс стебла *Zea mays* показало, що порівняно з гомогенним розподілом елементів мінерального живлення локальне внесення мінеральних добрив збільшує вміст абсцизової кислоти у пасоці, що, очевидно, пов'язано з посиленням росту кореня [17].

Таким чином, можна вважати, що процеси інтеркалярного росту стебла відзначаються особливою динамічністю та складністю. Незважаючи на постійний інтерес дослідників до біології рослин з інтеркалярним типом росту стебла, механізми, які лежать в основі його регуляції, залишаються недостатньо вивченими. Передусім це стосується гормональної системи, завдяки якій рослині організми регулюють інтенсивність ростових та метаболічних процесів, реагуючи на зміну екологічних факторів, що оптимізує їх життєдіяльність.

1. Авальбаев А.М., Юлдашев Р.А., Шакирова Ф.М. Физиологическое действие фитогормонов класса брассиностероидов на растения // Успехи совр. биол. — 2006. — 126, № 2. — С. 192–200.
2. Бабиниц А.Т., Генералова В.Н., Мартын Г.И. и др. Рост и гормональный комплекс междоузлий нормальных и карликовых растений кукурузы // Регуляторы роста растений. — Л.: ВИР, 1989. — С. 86–93.
3. Білокін І.П. Ріст і розвиток рослин. — К.: Вища шк., 1975. — 432 с.
4. Богданова Т.Л., Воробец Н.Н., Мусатенко Л.И., Сытник К.М. Особенности азотного обмена стебля // Физиол. и биохим. культ. раст. — 1988. — 20, № 2. — С. 153–157.
5. Бузикашвили Э.Л., Гордецкий А.В. Изменение ионного статуса в процессе роста стебля кукурузы // Физиол. и биохим. культ. раст. — 1987. — 19, № 3. — С. 270–274.
6. Воробец Н.М., Сытник К.М. Зміна активності ферментів в ростових зонах міжвузля кукурудзи в онтогенезі // Укр. ботан. журн. — 1985. — 42, № 2. — С. 35–37.

7. Добрынин Г.М. Рост и формирование хлебных злаков. — Л.: Колос, 1969. — 276 с.
8. Дудинський Я.А. Гістохімічне вивчення активності цитохромоксидази в зонах інтеркалярного росту // Укр. ботан. журн. — 1965. — **22**, № 2. — С. 15—19.
9. Дудинський Я.А. Гістохімічне вивчення активності пероксидази та поліфенолоксидази в зонах інтеркалярного росту // Укр. ботан. журн. — 1965. — **22**, № 6. — С. 79—82.
10. Дудинський Я.А. Відмирання клітин основної паренхіми стебла кукурудзи і можливі форми реутилізації їх протоплазми // Укр. ботан. журн. — 1966. — **23**, № 2. — С. 54—59.
11. Дудинський Я.А. Розподіл ліпідів та крохмалю в окремих тканинах зон інтеркалярного росту стебел кукурудзи // Укр. ботан. журн. — 1966. — **23**, № 4. — С. 11—13.
12. Дудинский Я.А., Сытник К.М. Рост основной паренхимы междоузлий кукурузы // Докл. АН СССР. — 1966. — **168**, № 6. — С. 1425—1426.
13. Дудинский Я.А. Обмен веществ в клетках зон интеркалярного роста: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1966. — 18 с.
14. Дудинський Я.А., Медведєв А.А. Цитологічна характеристика інтеркалярного росту злаків і методологічні можливості вивчення його метаболізму // Укр. ботан. журн. — 1970. — **27**, № 1. — С. 83—89.
15. Заплатин Б.П., Хрянин В.Н. Полярность побегов кукурузы как фактор, определяющий влияние экзогенных фитогормонов // Вестн. Башкир. ун-та. — 2001. — № 2. — С. 118—122.
16. Иванов В.Б. Меристема как самоорганизующаяся система: поддержание и ограничение пролиферации клеток // Физиол. раст. — 2004. — **51**, № 6. — С. 926—941.
17. Иванов И.И., Трапезников В.К., Кудоярова Г.Р. и др. Влияние условий минерального питания на содержание абсцизинов в пасоке кукурузы // Физиол. и биохим. культ. раст. — 1989. — **21**, № 2. — С. 153—156.
18. Иванова А.Б., Анцыгина Л.Л., Ярин А.Ю. Современные аспекты изучения фитогормонов. Цитокинины // Цитология. — 2001. — **43**, № 6. — С. 537—542.
19. Кулаева О.Н., Кузнецов В.В. Новейшие достижения и перспективы в области изучения цитокининов // Физиол. раст. — 2002. — **49**, № 4. — С. 626—640.
20. Кулаева О.Н., Прокопцева О.С. Новейшие достижения в изучении механизма действия фитогормонов // Биохимия. — 2004. — **69**, № 3. — С. 293—310.
21. Куперман Ф.М. Некоторые закономерности развития и роста стебля у разных морфофизиологических типов кукурузы // Морфофизиол. кукурузы. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1962. — С. 5—30.
22. Мартин Г.Г. Клітинний ріст стебла кукурудзи // Укр. ботан. журн. — 1988. — **45**, № 4. — С. 35—39.
23. Медведєв А.А., Дудинський Я.А., Ситник К.М. Дихання зон інтеркалярного росту // Укр. ботан. журн. — 1970. — **27**, № 5. — С. 630—633.
24. Медведєв А.А. Физиолого-биохимическая характеристика интеркалярного роста: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1971. — 25 с.
25. Немченко О.А., Мусатенко Л.И., Косман Е.Г. и др. Статистический анализ показателей роста стебля кукурузы и его междоузлий // Физиол. и биохим. культ. раст. — 1988. — **20**, № 2. — С. 138—145.
26. Немченко О.А., Косман Е.Г., Богданова Т.Л. Количественное исследование накопления сухого вещества и белка в процессах роста стебля кукурузы и его междоузлий // Физиол. и биохим. культ. раст. — 1989. — **21**, № 1. — С. 31—36.
27. Ордина Н.А. Об особенностях разрастания основной меристемы в молодых междоузлиях пшеницы // Докл. АН СССР. — 1951. — **79**, № 3. — С. 521—524.
28. Ордина Н.А. О методике изучения меристематической деятельности // Докл. АН СССР. — 1952. — **84**, № 4. — С. 825—828.
29. Ордина Н.А. Интеркалярная меристема и ее роль в онтогенезе пшеницы : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Ленинград, 1954. — 16 с.
30. Полевой В.В., Саламатова Т.С. Физиология роста и развития растений. — Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1991. — 240 с.
31. Полевой В.В. Физиология целостности растительного организма // Физиол. раст. — 2001. — **48**, № 4. — С. 631—643.

32. *Рогаченко А.Д., Гуляев Б.И., Прядкина Г.А., Ференц А.Ф.* Динамика масс отдельных органов гибридов кукурузы в условиях ценотипического воздействия растений // Физиол. и биохим. культ. раст. — 1988. — **20**, № 4. — С. 330—338.
33. *Романов Г.А., Медведев С.С.* Ауксины и цитокинины в развитии растений. Последние достижения в исследовании фитогормонов: II Междунар. симпоз. (Прага, Чехия, 7—12 июля 2005 г.) // Физиол. раст. — 2006. — **53**, № 2. — С. 309—319.
34. *Серебрякова Т.И.* Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. — М.: Наука, 1971. — 360 с.
35. *Ситник К.М., Мусатенко Л.И.* Нуклеїнові кислоти в зонах росту меживузь кукурудзи // Доп. АН УРСР. Сер. Б. — 1968. — № 8. — С. 760—762.
36. *Ситник К.М., Медведев А.А.* Нуклеїнові кислоти та білки зон інтеркалярного росту кукурудзи // Доп. АН УРСР. Сер. Б. — 1969. — № 11. — С. 1042—1044.
37. *Ситник К.М., Дудинський Я.А., Медведев А.А.* Амінокислотний обмін у клітинах серцевинної паренхіми протягом їх онтогенезу // Укр. ботан. журн. — 1971. — **28**, № 1. — С. 3—11.
38. *Сытник К.М., Воробец Н.Н., Богданова Т.Л.* Активность нитратредуктазы и содержание нитратов в стебле кукурузы // Докл. АН УССР. Сер. Б. — 1985. — № 9. — С. 75—78.
39. *Ситник К.М., Богданова Т.Л., Мусатенко Л.И.* Динаміка вільних амінокислот у зонах інтеркалярного росту меживузь кукурудзи // Доп. АН УРСР. Сер. Б. — 1987. — № 3. — С. 71—73.
40. *Сытник К.М., Мусатенко Л.И., Бабинец А.Т. и др.* Эндогенные фитогормоны стебля / Редкол. «Укр. ботан. журн.». — Киев, 1991. — Деп. 57 с. в ВИНТИ 24.07.91, № 3147 В 91.
41. *Ситник К.М., Мусатенко Л.И., Васюк В.А. та ін.* Гормональний комплекс рослин і грибів. — К.: Академперіодика, 2003. — 186 с.
42. *Уоринг Ф., Филлипс И.* Рост растений и дифференцировка. — М.: Мир, 1984. — 512 с.
43. *Хавкин Э.Е.* Генетическая регуляция морфогенеза растений // Физиол. раст. — 1998. — **45**, № 5. — С. 763—777.
44. *Шевелуха В.С.* Периодичность роста сельскохозяйственных растений и пути её регулирования. — М.: Колос, 1980. — 455 с.
45. *Шевелуха В.С.* Рост растений и его регуляция в онтогенезе. — М.: Колос, 1992. — 594 с.
46. *Шульгин И.А., Щербина И.П., Айдасова С.С., Панкрухина Т.В.* О функциональности структуры побегов пшеницы // Физиол. раст. — 1988. — **35**, № 4. — С. 669—677.
47. *Эзау К.* Анатомия растений. — М.: Мир, 1969. — 564 с.
48. *Эзау К.* Анатомия семенных растений. Т. 2. — М.: Мир, 1980. — 558 с.
49. *Bradford K.J., Trewavas A.J.* Sensitivity thresholds and variable time scales in plant hormone action // Plant Physiol. — 1994. — **105**, N 4. — P. 1029—1036.
50. *Buchholz M.* Über die Wasserleitungsbahnen in den interkalaren Wachstumszonen monokotyle Sprosse // Flora. — 1920. — **14**, N 1. — P. 119—186.
51. *Creellman R.T., Mullet J.E.* Oligosaccharins, brassinolides, and jasmonates: nontraditional regulators plant growth, development and gene expression // The Plant Cell. — 1997. — **9**, N 7. — P. 1211—1223.
52. *Crocker J., Hedden P., Lenton J.R., Stoddart J.* Comparison of Gibberellins in Normal and Slender Barley Seedlings // Plant Physiol. — 1990. — **94**, N 1. — P. 194—200.
53. *Dörfling K.* Das Hormonsystem der Pflanzen. — Stuttgart; New York.: Georg Thieme Verlag, 1983. — 236 S.
54. *Ewans P.S.* Intercalary growth in the aerial shoot of *Eleocharis acuta* R. Br. 1. Structure of the growing zone // Ann. Bot. — 1965. — **29**, N 114. — P. 205—217.
55. *Fisher J.B.* Development of the intercalary meristem of *Cyperus alternifolius* // Amer. J. Bot. — 1970. — **57**, N 6. — P. 691—703.
56. *Fisher J.B.* Control of intercalary meristem of *Cyperus alternifolius* // Amer. J. Bot. — 1970. — **57**, N 9. — P. 1017—1026.
57. *Garrison R.* The growth and development of internodes in *Helianthus* // Bot. Gaz. — 1973. — **134**, N 4. — P. 246—255.

58. Hedden P., Phillips A.L. Gibberelin metabolism: new insights revealed by the genes // Trends in plant science. — 2000. — 5, N 12. — P. 523—530.
59. Johri M.M., Mitra D. Action of plant hormones // Current Science. — 2001. — 80, N 2. — P. 199—205.
60. 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, N 1. — P. 1—13.
61. Kende H., Zeevaart J. The five «classical» plant hormones // The Plant Cell. — 1997. — 9, N 7. — P. 1197—1210.
62. Kende H., van der Knapp E., Cho H-T. Deepwater rice: A model plant to study stem elongation // Plant Physiol. — 1998. — 118, N 4. — P. 1105—1110.
63. Kende H. Studies on hormone action in vegetative growth // MSU — DOE Plant Research Laboratory. Ann. Report. — 2004. — P. 32—38.
64. Keyes G., Sorrells M.E., Setter T.L. Gibberellic acid regulates cell wall extensibility in wheat (*Triticum aestivum* L.) // Plant Physiol. — 1990. — 92, N 1. — P. 242—245.
65. Kobayashi M., Spray C.R., Phinney B.O. et al. Gibberellin metabolism in Maize // Plant Physiol. — 1996. — 110, N 2. — P. 413—418.
66. Sharman B.S. Developmental anatomy of the shoot of *Zea mays* L. // Ann. Bot. — 1942. — 6, N 22. — P. 245—282.
67. Zeevaart J., Lee D.J., Qin X., Swartz S., Yang S-H. Environmental control of plant development and its relation to plant hormones // MSU — DOE Plant Research Laboratory. Ann. Report. — 2004. — P. 91—102.
68. Zhang S., Hu W., Wang L. et al. TFL1/CEN-like genes control intercalary meristem activity and phase transition in rice // Plant Science. — 2005. — 168, N 6. — P. 1393—1408.

Рекомендує до друку
К.М. Ситник

Надійшла 21.12.2006

Н.Н. Щербатюк

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, г. Киев

СТРУКТУРНО-МЕТАБОЛИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ИНТЕРКАЛЯРНОГО РОСТА СТЕБЛЯ

Анализируются результаты анатомических исследований возникновения интеркалярной меристемы и клеточной дифференциации в стеблях растений с интеркалярным типом роста. Обсуждаются данные о физиологических особенностях клеток и тканей растущих междоузлий. Отмечено большое значение гормональной системы в регуляции интеркалярного роста стебля.

Ключевые слова: зоны интеркалярного роста, интеркалярная меристема, интеркалярный рост, междоузлие, стебель

M.M. Shcherbatyuk

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

STRUCTURAL AND METABOLIC FEATURES OF SHOOT'S INTERCALARY GROWTH

The results of anatomic researches beginning intercalary meristem and cell differentiation in shoots with intercalary growth are summarized. There are exist data about physiologic characteristics of cells and tissues growing internodes under discussion. The role of plant hormonal system in regulation of intercalary growth is important.

Key words: regions of intercalary growth, intercalary meristem, intercalary growth, internode, shoot