

ФІЗІОЛОГІЯ І БІОХІМІЯ РОСЛИН

УДК 581.44:582.542.11:57.086.3

ОСОБЛИВОСТІ СТРУКТУРИ РОСТОВИХ ЗОН МІЖВУЗЛЯ КУКУРУДЗИ *ZEА МАУS L.*

© 2009 р. М. М. Щербатюк

*Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного
Національної академії наук України
(Київ, Україна)*

Досліджено клітинну структуру ростучого міжвузля та вузла кукурудзи (*Zea mays L.*). Представлені дані про зони інтеркалярного росту та зміну в осьовій площині розмірів клітин основної паренхіми міжвузля. Для міжвузлів характерна наявність інтеркалярної меристеми, верхніх ростових зон, а також підмеристемних зон, які утворені клітинами в стадії розтягування та диференціації. Встановлено, що розміри меристематичних та диференційованих клітин досить стабільні. У свою чергу, клітини зон розтягування відзначаються значним коливанням розмірів. Обговорюється критерії, за якими можливо диференціювати ростові зони міжвузлів.

Ключові слова: *Zea mays L.*, зони інтеркалярного росту, інтеркалярна меристема інтеркалярний ріст, міжвузля, стебло

Стебла багатьох видів однодольних і деяких дводольних рослин ростуть за рахунок діяльності інтеркалярних меристем, що містяться на певній відстані від конусу наростання. Процес інтеркалярного росту варіює за своєю інтенсивністю в різних групах рослин. Так, наприклад, стебло бамбука завдяки функціонуванню інтеркалярних меристем за кілька місяців може досягати висоти 30 метрів (Терек, 2007). Вегетативні пагони, розділені на міжвузля та вузли, видовжуються подібно до стебел рослин родини *Gramineae* (Эзау, 1969). Важливу роль у забезпеченні і проходженні надзвичайно ефективного процесу інтеркалярного росту відіграє гормональна система регуляції (Kende, 2004). У наших попередніх працях зазначалось, що передумовою послідовного включення ростових процесів у міжвузлях є специфічний баланс фітогормонів (Щербатюк, 2007; Щербатюк, Маменко, 2008).

Апікальна меристема практично не бере участі у процесі видовження стебла, цю функцію виконують інтеркалярні меристеми міжвузлів, які диференціюються із паренхімних клітин стебла *de novo* (Мартин, 1988). У процесі формування стебла першою починає розвиватися листкова пластинка, потім піхва листка і лише в останню чергу міжвузля. У конусі наростання стеблової бруньки злаків немає чітко вираженої стрижневої або, як її ще називають, медулярної меристеми, яка у дводольних рослин забезпечує видовження в осьовому напрямку. Зона ініціації інтеркалярної меристеми злаків розташована на значній відстані від верхівки стебла. Таким чином, формування інтеркалярної меристеми є вторинним процесом, не пов'язаним безпосередньо з діяльністю апікальної меристеми (Мартин, 1988).

Ріст стебла кукурудзи відбувається за рахунок видовження окремих міжвузлів, послідовність формування і росту яких відбувається у напрямку від основи до верхівки стебла. Залежно від стадії морфогенезу, в стеблі одночасно ростуть чотири-п'ять міжвузлів. На відміну від міжвузлів багатьох видів злаків, у міжвузля кукурудзи в процесі росту не утворюється поро-

Адреса для кореспонденції: Щербатюк Микола Миколайович, Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська, 2, Київ, 01601, Україна; e-mail: mshcherbatyuk@ukr.net

ОСОБЛИВОСТІ СТРУКТУРИ РОСТОВИХ ЗОН

жнина, а воно заповнюється клітинами паренхіми.

До цього часу недостатньо вивчені різноманітні аспекти процесів інтеркалярного росту в метамерах стебла кукурудзи. В літературі представлено загальне уявлення про розташування ростових зон, а також про тенденції зміни розмірів епідермальних клітин міжвузля (Дудинський, Медведєв, 1970; Evert, 2007). Проте, структура міжвузля детально не описана і відсутні чіткі дані про розміри клітин основної паренхіми. Тому завданням нашої роботи було повніше охарактеризувати клітинну структуру ростучого міжвузля і вузлів кукурудзи.

МЕТОДИКА

Дослідження проводили на міжвузлях рослин кукурудзи (гібрид Буковинський 11Т), вирощених у польових умовах. Оскільки усі міжвузля ростуть типово, для розгляду було взято шосте міжвузля. Були відібрані шестисантиметрові міжвузля, які, за нашими попередніми дослідженнями, характеризуються добре розмежованими ростовими зонами. Препарати для світлової мікроскопії готували за стандартною методикою (Фурст, 1979). Зразки повздовжніх

зрізів міжвузлів товщиною 2 мм для дослідження загальної морфології клітин у скануючому мікроскопі висушували замороженими за температури -40°C у вакуумі, а потім покривали шаром золота, досліджували з використанням приладу (JEOL JSM-35). Розміри клітин визначали за допомогою світлового мікроскопа Carl Zeiss NU-2 на постійних препаратах – поздовжніх зрізах цілих міжвузлів. На зображеннях, отриманих за допомогою скануючого мікроскопа, розміри окремих елементів визначали за допомогою програми UTHSCSA Image Tool 3.0, використовуючи для масштабування лінійку задану на мікрофотографії. Отримані дані статистично обробляли згідно із загальноприйнятими методиками (Рокицкий, 1967) за допомогою програми Excel пакета MS Office 2003.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

Проведені дослідження показали, що клітини міжвузля мають різну морфологію та перебувають на різних стадіях диференціації. Виходячи з неоднорідності будови ростучого міжвузля, яку зумовлюють поділ і розтягування клітин, його можна розділити на відповідні зони (рис. 1 та 2). Інтеркалярна меристема (рис. 2б) (довжиною близько 5-6 мм) розташовується

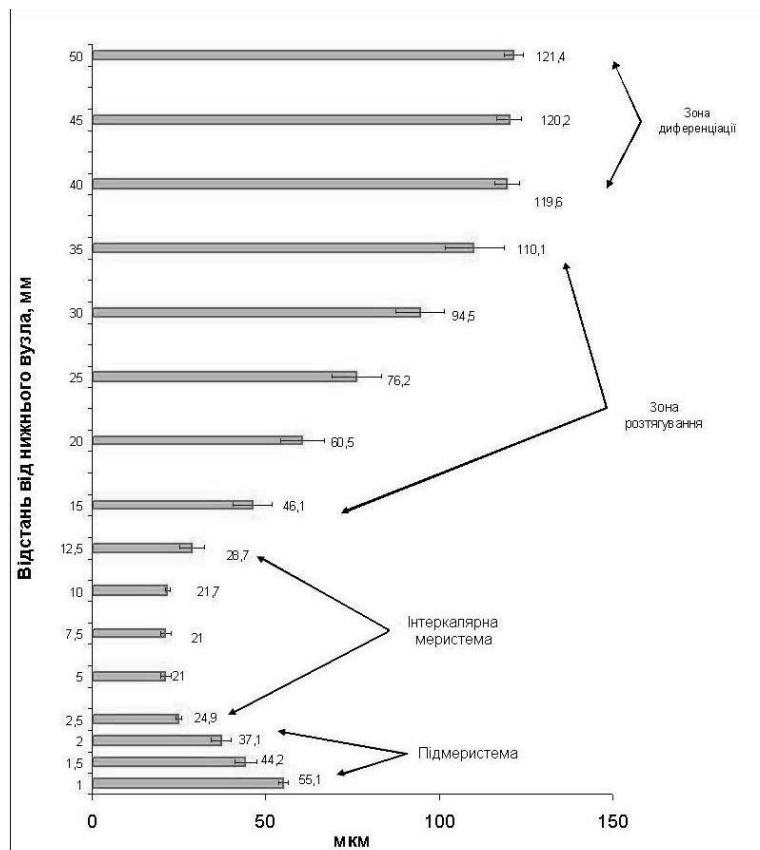


Рис. 1. Довжина паренхімних клітин шостого ростучого міжвузля кукурудзи.

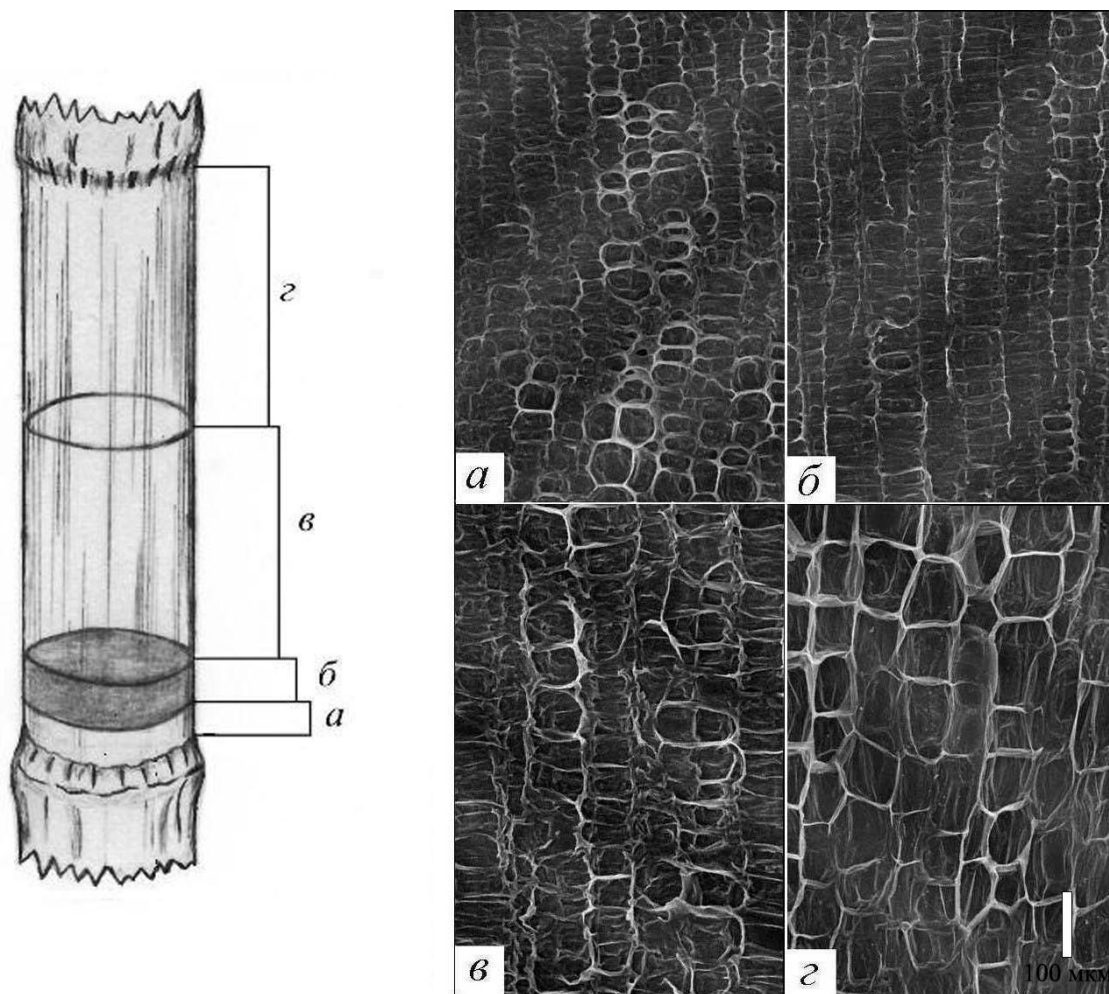


Рис. 2. Морфологія клітин зон інтеркалярного росту міжвузля кукурудзи: а – підмеристема; б – зона інтеркалярної меристеми; в – зона розтягування; г – зона диференціації (SEM 200x).

в міжвузлі не безпосередньо над морфологічно нижнім вузлом, а відділяється від нього ділянкою в 5-7 мм немеристематичних клітин, які, в свою чергу, формують підмеристематичні зони розтягування та диференціації – так звану підмеристему (рис. 2а). Перехід від інтеркалярної меристеми до нижньої зони розтягування досить різкий, тут клітини швидко збільшуються і на відстані 1,5-2 мм від інтеркалярної меристеми досягають остаточних розмірів, близьких до розмірів клітин зони розтягування над меристемою (рис. 1). Довжина підмеристематичної зони не перевищує двох міліметрів. Верхня зона розтягування (рис. 2в) розташована над меристемою і поширюється на довжину понад 30 мм. Перехід від інтеркалярної меристеми до верхньої зони розтягування відбувається менш помітно – розміри клітин збільшуються плавно на відстані кількох міліметрів. Існує думка (Дудинський, Медведєв, 1970), що верхньою межею інтеркалярної меристеми є ділянка клітин, розміри (довжина) яких збільшуються

двічі порівняно з розмірами основної маси клітин меристеми. Збільшення розмірів міжвузля відбувається головним чином за рахунок росту розтягуванням клітин верхньої зони. Над цією ділянкою розташована зона диференціації або зрілих клітин, довжина якої складає приблизно 15 мм (рис. 2г). Звичайно, зони інтеркалярного росту не мають чітких меж, однак за розмірами клітин у вертикальній площині можна досить точно встановити протяжність тієї чи іншої зони.

Слід зазначити, що довжина зон у процесі росту швидко змінюється. Особливо це стосується ділянок інтеркалярної меристеми та зрілих клітин. Так, зона інтеркалярної меристеми спочатку збільшується, а потім зменшує свої розміри, ділянка ж зрілих клітин збільшується до завершення росту міжвузля, коли воно повністю сформоване зрілими клітинами. У різних видів рослин довжина зони інтеркалярної меристеми може різнитися. Розміри міжвузлів

ОСОБЛИВОСТІ СТРУКТУРИ РОСТОВИХ ЗОН

також залежать від довжини меристеми. Наприклад, у сорго (*Sorghum bicolor* (L.) Moench.), довжина міжвузлів досягає кількох десятків сантиметрів (25-30), відповідно меристематична зона в середньому вдвічі більша при порівнянні з міжвузлями кукурудзи (Дудинський, Медведєв, 1970).

Довжина (розміри у вертикальній площині) клітин інтеркалярної меристеми у міжвузлях кукурудзи, розміри яких були у межах 5-6 см, становить 20-25 мкм (рис. 1). Клітини зони розтягування на межі з інтеркалярною меристемою мають довжину 40 мкм. У своїх верхніх межах клітини цієї зони досягають 100-110 мкм. У зоні диференціації висота клітин сягає 120 мкм і більше. Слід зазначити, що розміри клітин інтеркалярної меристеми та зони диференціації досить стабільні, тобто в межах зон не спостерігається значних відхилень від середнього значення. Для порівняння: у міжвузлях рису (*Oryza sativa* L.) клітини ростових зон мають близьку довжину, однак у зоні диференціації їх розмір може сягати 160 мкм, а розміри інтеркалярної меристеми у міжвузлях подібної довжини становить 3 мм (Bleecker et al., 1986; Kende et al., 1998).

Згідно з даними літератури, в процесі відмирання клітин основної паренхіми зрілих міжвузлів, клітини підмеристематичної зони ще довгий час зберігають високу активність біохімічних процесів. Крім того, підмеристематична зона, яка розташована безпосередньо над вузлом, надзвичайно щільно пронизана провідними пучками. Припускають, що клітини саме цієї ділянки виконують ключову роль в процесі реутилізації структурних елементів протопластів та полісахаридів стінок клітин основної паренхіми (Дудинський, 1966).

Що ж стосується вузлів, то вони є досить складно організованими структурами. Тут переплітаються провідні пучки листків, так звані листкові сліди, та провідні пучки стебла (рис. 3а). Простір між ними заповнюють клітини паренхіми і механічної тканини. Великі пучки листків, діаметр яких може досягати 250 мкм, вигинаються і проходять до внутрішніх зон стебла, а дрібніші залишаються ближче до периферії. Провідні пучки листків та стебла, зливаючись у вузлі, утворюють своєрідні структури – анастомози (рис. 3б), які формують, в свою чергу, достатньо щільну мережу. Діаметр анастомозів на зрізах, приготованих для СЕМ, перевищує 700 мкм.

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 досить однорідна маса меристематичних клітин, які діляться з високою швидкістю протягом короткого відрізка часу (Іванов, 2004). Меристема даного типу розташовується між ділянками зрілих тканин і вже від початку свого існування густо пронизана провідними тяжами (Мартин, 1988). Можна сказати, що зона інтеркалярної меристеми певним чином знижує механічну міцність структури стебла, тому ріст міжвузлів здійснюється всередині своєрідної трубки, сформованої листками. Зовнішні стінки такої трубки утворені піхвами старих листків, а внутрішні – молодшими листками, які ростуть одночасно з міжвузлями (Серебрякова, 1971).

Під час інтенсивного поділу і розтягування клітин міжвузля елементи протоксилеми і протофлоєми можуть збільшуватися, а потім руйнуватися, в результаті на внутрішньому боці провідного пучка утворюється порожнина – протоксилемна лакуна, яка частково може брати на себе транспортну функцію (Evert, 2007; Stern et al., 2003). Руйнування зрілих елементів первинної флоєми і ксилеми в цих ділянках призводить також до затримки транспорту поживних речовин, що, можливо, служить для забезпечення підвищеної потреби меристеми в мінеральних речовинах та асимілятах (Полевой, Саламатова, 1991). В свою чергу новоутворені структури провідного пучка, які складаються з елементів метаксилеми та метафлоєми, починають виконувати транспортну функцію (Evert, 2007).

Для ростучого міжвузля характерне також 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 (Полевой, Саламатова, 1991).

Тривалість і швидкість розвитку окремого міжвузля залежить насамперед від онтогенетичної фази розвитку рослини. Спочатку міжвузля росте повільно за рахунок клітинного поділу, потім, при переході клітин до росту розтягуванням, його видовження значно прискорюється, а при досягненні зрілості – уповільнюється. В період активного росту міжвузля, розташоване вище, росте повільно та починає ін-

ЩЕРБАТЮК

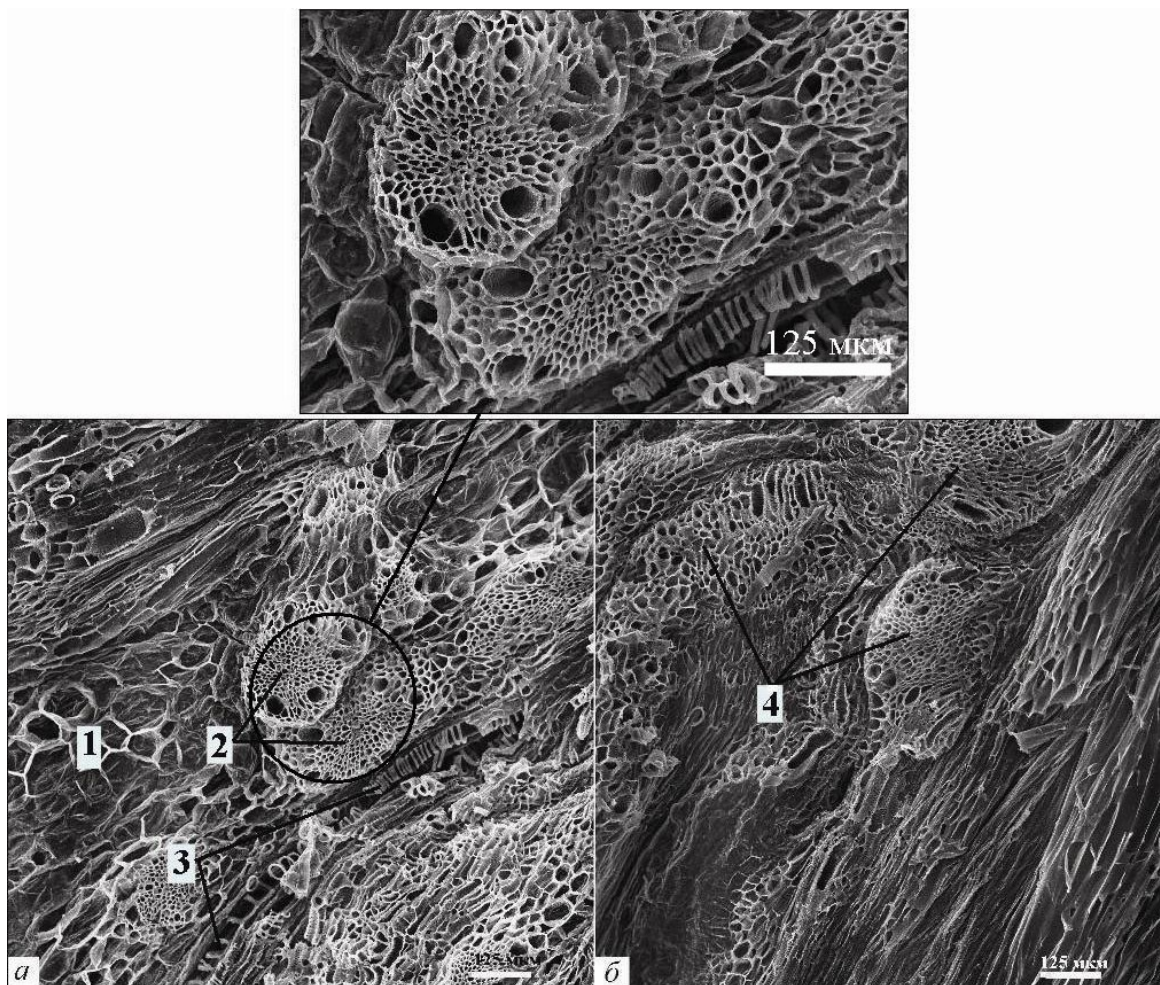


Рис. 3. Поздовжні зрізи в ділянці верхнього вузла шостого міжвузля кукурудзи (а) і (б): 1 – паренхімні клітини; 2 – провідні пучки; 3 – трахеальні елементи ксилеми; 4 – анастомози (SEM 150х).

тенсивно видовжуватись після уповільнення росту нижнього міжвузля (Полевой, Саламатова, 1991; Evert, 2007).

Слід зазначити, що зачаткове міжвузля вже з часу появи виконує подвійну фізіологічну функцію (Мартин, 1988). З одного боку – твірну функцію, що забезпечує ріст стебла у висоту, а з іншого – воно є ділянкою стебла з усіма притаманними йому функціями. Як засвідчує аналіз розвитку стебла кукурудзи, періоди відносно повільного росту на початку онтогенезу і швидкого росту у фазі виходу в трубку та формування волоті можна пояснити, зважаючи на характер процесів поділу і розтягування клітин (Мартин, 1988). Під час формування зачаткових міжвузлів у них відсутнє розтягування клітин, що і зумовлює повільний ріст стебла. Швидкість розвитку прискорюється в міру того, як все більше клітин у міжвузлях переходять до росту розтягуванням (Мартин, 1988; Evert, 2007).

Закономірний зв'язок між стадійним станом розвитку рослин та умовами середовища у кукурудзи морфологічно виявляється у тривалості етапів органогенезу волоті та інтеркалярному росту у довжину кожного із міжвузлів. За сприятливих умов на кожному етапі онтогенезу міжвузля можуть досягати максимальної довжини (Шевелуха, 1992).

Таким чином, ростучі міжвузля кукурудзи мають специфічну організацію, яка забезпечує ефективний ріст цілого стебла і зумовлена наявністю клітин, що діляться і перебувають на різних стадіях диференціації. Для них характерна наявність інтеркалярної меристеми, верхніх ростових зон, а також підмеристемних зон, які утворені клітинами в стадії розтягування та диференціації. Розміри меристематичних та диференційованих клітин досить стабільні. Клітини ж верхньої зони розтягування відзначаються істотним коливанням розмірів. Якщо ж брати за основний критерій розділення росту-

ОСОБЛИВОСТІ СТРУКТУРИ РОСТОВИХ ЗОН

чого міжвузля кукурудзи на зони розміри клітин, то довжина зони інтеркалярної меристеми не перевищує шести міліметрів.

ЛІТЕРАТУРА

- Дудинський Я.А. Відмирання клітин основної паренхіми стебла кукурудзи і можливі форми реутилізації їх протоплазми // Укр. ботан. журн. – 1966. – Т. 23, № 2. – С. 54-59.
- Дудинський Я.А., Медведєв А.А. Цитологічна характеристика інтеркалярного росту злаків і методологічні можливості вивчення його метаболізму // Укр. ботан. журн. – 1970. – Т. 27, № 1. – С. 83-89.
- Иванов В.Б. Меристема как самоорганизующаяся система: поддержание и ограничение пролиферации клеток // Физиология растений – 2004. – Т. 51, № 6. – С. 926-941.
- Мартин Г.Г. Клітинний ріст стебла кукурудзи // Укр. ботан. журн. – 1988. – Т. 45, № 4. – С. 35-39.
- Полевой В.В., Саламатова Т.С. Физиология роста и развития растений. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1991. – 240 с.
- Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика. – Минск.: Вышэйшая школа, 1967. – 328 с.
- Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. – М.: Наука, 1971. – 360 с.
- Терек О.І. Ріст рослин. – Львів: Вид. центр Львів. націон. ун-ту, 2007. – 248 с.
- Фурст Г.Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. – М.: Наука, 1979. – 155 с.
- Шевелуха В.С. Рост растений и его регуляция в онтогенезе. – М.: Колос, 1992. – 594 с.
- Щербатюк М.М. Структурно-метаболическі особливості інтеркалярного росту стебла // Укр. ботан. журн. – 2007. – Т. 64, №2. – С. 290-304.
- Щербатюк М.М., Маменко Т.П. Інтенсивність виділення етилену міжвузлями кукурудзи (*Zea mays* L.) в процесі росту стебла // Укр. ботан. журн. – 2008. – Т. 65, №3. – С. 431-436.
- Эзау К. Анатомия растений. – М.: Мир, 1969. – 564 с.
- Bleecker A.B., Schuette J.L., Kende H. Anatomical analysis of growth and developmental patterns in the internode of deepwater rice // Planta. – 1986. – V. 169, № 4. – P. 490-497.
- Evert R.F. Esau's plant anatomy. Third edition. – Hoboken, New Jersey: Wiley Interscience, 2007. – 607 с.
- Kende H. Studies on hormone action in vegetative growth // MSU – DOE Plant Research Laboratory. Ann. Report. – 2004. – P. 32-38.
- Kende H., van der Knapp E., Cho H-T. Deepwater rice: A model plant to study stem elongation // Plant Physiol. – 1998. – V. 118, № 4. – P. 1105-1110.
- Stern K.R., Jansky S., Bidlack J.E. Introductory plant biology. – N. Y.: McGraw-Hill, 2003. – 624 p.

Надійшла до редакції
13.06.2009 р.

THE STRUCTURAL FEATURES OF GROWING ZONES OF MAISE *ZEA MAYS* L. INTERNODE

M. M. Shcherbatyuk

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

It was investigated cell structure of maize (*Zea mays* L.) growing internode and node. The data about intercalary growth zones and change of parenchyma cell size in axial level is showed. In internodes are present intercalary meristem and two growing zones which included elongation and differentiation cells. The size of meristematic cells and cells of differentiation zones are relatively stable. Sizes of cells of elongation zones are characterized as very different. It was criteria of differentiation of internodes growing zones discussed too.

Key words: *Zea mays* L., regions of intercalary growth, intercalary meristem, intercalary growth, internode, shoot

ЩЕРБАТЮК

**ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ РОСТОВЫХ ЗОН
МЕЖДОУЗЛИЯ КУКУРУЗЫ *ZEА MAYS L.***

Н. Н. Щербатюк

*Институт ботаники им. Н.Г. Холодного
Национальной академии наук Украины
(Киев, Украина)*

Исследовали клеточную структуру растущего междоузлия и узла кукурузы (*Zea mays L.*). Представлены данные о зонах интеркалярного роста, а также информация об изменении размера клеток основной паренхимы междоузлия в осевой плоскости. Для междоузлий характерно присутствие интеркалярной меристемы, верхних и нижних ростовых зон, которые сформированы клетками растущими растягиванием и клетками перешедшими к дифференциации. Установлено, что размеры меристематических и дифференцированных клеток достаточно стабильны. В свою очередь для клеток зон растяжения характерно значительное колебание размеров. В работе также обсуждаются критерии по которым можно дифференцировать ростовые зоны междоузлий.

Ключевые слова: *Zea mays L.*, зоны интеркалярного роста, интеркалярная меристема, интеркалярный рост, междоузлие, стебель