

жат ДНК. ДНК-содержащие VLP *E. carotovora* Ec153 предстоит детально изучить с помощью колоночной хроматографии, нативной белковой системы с применением IEF-агарозы и электронной микроскопии.

Таким образом, результаты исследований свидетельствуют об эффективности предложенного многокомпонентного электрофоретического анализа вирусоподобных частиц, получаемых путем лизогенной индукции клеток *E. carotovora*. Его применение позволит установить роль VLP в экологии этой важной фитопатогенной бактерии.

1. Товкач Ф. И. Биологические свойства и классификация бактериоцинов *Erwinia carotovora* // Микробиология. – 1998. – **67**, № 6. – С. 767–774.
2. Товкач Ф. И. Дефектная лизогения *Erwinia carotovora* // Там же. – 2002. – **71**, № 3. – С. 359–367.
3. Товкач Ф. И., Мороз С. Н., Гвоздяк Р. И. Изучение адсорбционных рецепторов макромолекулярных бактериоцинов *Erwinia carotovora* subsp. *carotovora* // Микробиол. журн. – 2002. – **64**, № 3. – С. 20–26.
4. Иванюца Т. В., Товкач Ф. И. Предварительная характеристика ДНК-содержащих вирусоподобных частиц *Erwinia carotovora* // Там же. – 2007. – **69**, № 3. – С. 19–26.
5. Маниатис Т., Фрич Э., Сэмбрук Дж. Методы генетической инженерии. Молекулярное клонирование: Пер. с англ. – Москва: Мир, 1984. – 480 с.
6. Товкач Ф. И. Молекулярно-биологические свойства вирулентного бактериофага FE44 // Доп. НАН України. – 2002. – № 6. – С. 176–179.
7. Товкач Ф. И. Структурная организация частиц и рестрикционный анализ ДНК умеренного бактериофага ZF40 *Erwinia carotovora* // Микробиология. – 2002. – **71**, № 1. – С. 75–81.
8. Девис Р., Ботстайн Д., Рот Дж. Генетика бактерий. – Москва: Мир, 1984. – 176 с.

Институт микробиологии и вирусологии
и.м. Д.К. Заболотного НАН Украины, Киев

Поступило в редакцию 24.09.2007

УДК 547.313.2:581.13:581.143:582.542.11

© 2008

М. М. Щербатюк, Т. П. Маменко

Особливості виділення етилену міжвузлями кукурудзи (*Zea mays* L.)

(Представлено академіком НАН України К. М. Ситником)

The intensity of ethylene emission in growing maize stem internodes is studied. The most intensive ethylene biosynthesis in maize internodes is ascertained for the early stages of development (5 leaves), and the least intensive one – for older stages (a flowering of panicle). So, during the maize development, the high and low levels of ethylene accumulation are typical of, respectively, rapidly growing top internodes and lower internodes.

Ріст стебла злаків здійснюється за рахунок поділу та розтягування клітин у зонах інтеркалярного росту міжвузлів (рис. 1). На ранніх періодах розвитку стебло росте дуже повільно. У цей час його ріст забезпечується виключно поділом клітин. На пізніших етапах – поділом та розтягуванням, внаслідок чого швидкість росту значно зростає [1]. Звичайно регуляція ростових процесів рослин здійснюється шляхом формування концентраційних градієнтів

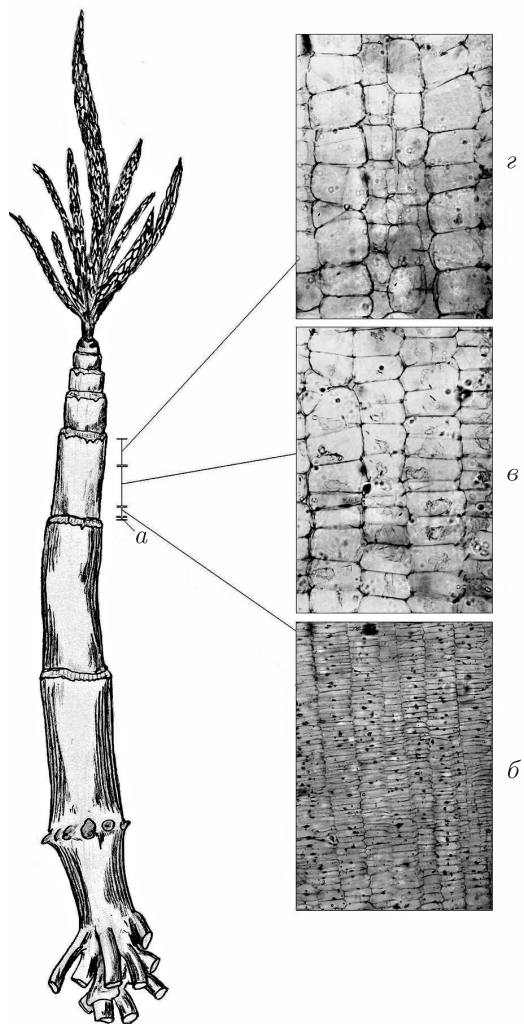


Рис. 1. Рostуче стебло кукурудзи у фазу 5 листків. Праворуч мікрофотографії клітин зон інтеркалярного росту окремого міжвузля:
а — підмеристема (не представлена); *б* — зона інтеркалярної меристеми; *в* — зона розтягування; *г* — зона диференціації

фітогормонів у міжвузлях. Однак впливи різних фітогормонів значною мірою перекриваються, дублюють або підсилюють один одного. Тому роль того чи іншого фітогормону необхідно розглядати, зважаючи на динамічну рівновагу, яка має місце в тому чи іншому органі рослини [2].

Серед фітогормонів особлива роль у регуляції ростових процесів у рослинному організмі належить етилену. У дуже малих концентраціях цей гормон здатний впливати на проходження багатьох процесів у рослинному організмі [3]. На відміну від інших гормонів, він не надходить з одних органів у інші. По рослині пересувається його попередник — аміноциклопропанкарбонова кислота (АЦК), яка і бере участь у передачі сигналу.

Регуляторну роль етилену в процесах росту і розвитку рослин необхідно розглядати у його комплексній взаємодії з іншими фітогормонами. Головним чином це стосується зміни

ауксин-етиленового балансу, який підтримує концентрацію даних фітогормонів на певному рівні [4]. Також етилен регулює вміст ендогенної абсцизової кислоти, завдяки чому контролюється відповідь клітин-мішеней на гібереліни [5]. Фітогормон пригнічує поділ і ріст клітин розтягуванням. З одного боку, це здійснюється прямим інгібуванням клітинного поділу та пригніченням впливу ендогенних цитокінінів [6]. Однак у особливо високих концентраціях цитокініни і гібереліни здатні стимулювати біосинтез етилену шляхом впливу на ключовий фермент біосинтезу етилену — аміноциклопропанкарбосинтазу (АЦК-синтазу) [7], а також на активність АЦК-оксидази — ферменту, який безпосередньо перетворює АЦК в етилен.

Метаболізм і роль етилену у вищих рослин досить детально вивчені [3, 7–10], проте недостатньо даних, які б розкривали значення цього фітогормону як у процесах росту окремих міжвузлів, так і в онтогенезі цілісної рослини. Етилен прийнято вважати гормоном, який гальмує фізіологічні процеси, однак інтенсифікація його синтезу спостерігається в меристематичних тканинах, де відбувається активний поділ клітин та їх ріст розтягуванням [10, 11].

Зважаючи на вищесказане, мета нашого дослідження полягала у вивченні інтенсивності виділення етилену міжвузлями стебла кукурудзи на різних етапах онтогенезу рослини.

Об'єктом дослідження були міжвузля ростучого стебла кукурудзи гібриду Буковинський 11Т. Матеріал для дослідження відбирали в періоди активного росту стебла (фаза 5 і 7 листків), а також у фазу виходу волоті (10 листків) і на початку цвітіння волоті, коли ріст стебла в довжину майже припинявся (11 листків). У перші два періоди верхні міжвузля через їхню малу масу для аналізу брали разом (6–11 та 8–11).

Для визначення інтенсивності виділення етилену міжвузля поміщали в герметично закриті скляні флакони ємністю 250 см³. Тривалість експозиції — 24 год. Після цього газову суміш аналізували на газовому хроматографі “Chromatograf — 504” (Польща) з полум'яно-іонізаційним детектором.

Встановлено, що інтенсивність виділення етилену в ростучих міжвузлях кукурудзи залежить від фази розвитку рослини (табл. 1): найбільша вона у міжвузлях на початкових фазах розвитку рослини (5 і 7 листків), а найнижча — на пізніших етапах онтогенезу (10 та 11 листків). Інтенсивність виділення етилену в міжвузлях кукурудзи на різних фазах онтогенезу можна подати в такому порядку: 5 листків > 7 листків > виходу волоті (10 листків) > цвітіння волоті (11 листків), що обумовлено змінами процесів росту і розвитку протягом онтогенезу. Для фізіологічно молодого тканини характерний високий вміст ендо-

Таблиця 1. Інтенсивність виділення етилену ростучими міжвузлями кукурудзи на різних етапах онтогенезу, нл/г сирої речовини

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

генних фітогормонів, особливо ауксинів, які є індукторами АЦК-синтази, що відповідає за синтез АЦК — попередника етилену. Цитокініни також здатні підвищувати активність АЦК-синтази і рівень продукції етилену [7].

Треба відзначити, що високий рівень біосинтезу етилену спостерігався у верхніх, інтенсивно ростучих міжвузлях кукурудзи. Нижні міжвузля, навпаки, характеризувались низьким рівнем виділення етилену. У фазу 5 листків, порівняно з іншими фазами, інтенсивність виділення етилену найбільша в усіх міжвузлях і знижується в процесі подальшого розвитку стебла.

Високий рівень виділення етилену апікальними міжвузлями можна пояснити стимулюванням його біосинтезу іншими фітогормонами. Верхні міжвузля кукурудзи сформовані фізіологічно молодими тканинами, для яких характерний високий рівень синтезу ендогенних фітогормонів, особливо ауксинів. Вважають, що утворення етилену різними органами рослин в основному корелює з рівнем концентрації вільного ауксину [7, 12]. У високих концентраціях індолілоцтова кислота (ІОК) стимулює біосинтез етилену через диференціальну активацію генів, а також індукує синтез ферментів, які відповідають за утворення попередників для синтезу етилену. У свою чергу, етилен затримує як біосинтез ІОК з триптофану, так і її транспорт. При цьому етилен може індукувати синтез ферменту пероксидази, що інактивує ІОК. Таке ретроінгібування може підтримувати концентрацію ауксину в певних межах [13]. Навіть у тих випадках, коли підвищення інтенсивності біосинтезу етилену індукується ауксином, паралельно зростає вміст абсцизової кислоти, яка здатна впливати на швидкість утворення етилену, оскільки є ефективним інгібітором АЦК-синтази і АЦК-оксидази [14].

Таким чином, інтенсивність виділення етилену ростучими міжвузлями кукурудзи залежить від фази розвитку рослини і від інтенсивності ростових процесів: найвища — на фазах 5 і 7 листків у верхніх, інтенсивно ростучих молодих міжвузлях, а найнижча — на пізніх етапах онтогенезу (виходу і цвітіння волоті) та у нижніх міжвузлях. Виявлена інтенсифікація виділення етилену апікальними міжвузлями кукурудзи, імовірно, пов'язана із особливостями меристематичних тканин, для яких характерний високий рівень синтезу ендогенних фітогормонів, особливо ауксинів [13].

1. Мартин Г. Г. Клітинний ріст стебла кукурудзи // Укр. ботан. журн. – 1988. – **45**, № 4. – С. 35–39.
2. Полевой В. В. Физиология целостности растительного организма // Физиология растений. – 2001. – **48**, № 4. – С. 631–643.
3. Smalle J., Van Der Straeten D., Bornman C. H. Ethylene and vegetative development // *Physiol. plant.* – 1997. – **100**, No 3. – P. 593–605.
4. Кулаева О. Н., Прокопцева О. С. Новейшие достижения в изучении механизма действия фитогормонов // Биохимия. – 2004. – **69**, № 3. – С. 293–310.
5. Kende H., Knaap E., Cho H.-T. Deepwater Rice: a model plant to study stem elongation // *Plant Physiol.* – 1998. – **118**, No 4. – P. 1105–1110.
6. Калинин Ф. Л., Курчий Б. А. Управление делением и растяжением растительной клетки ретардантами и борьба с полеганием озимой пшеницы и ржи // Биохимия регуляции онтогенеза растительной клетки. – Киев: Наук. думка, 1983. – С. 167–200.
7. Yang S. F. Biosynthesis and action of ethylene // *Hort Science.* – 1985. – **20**, No 1. – P. 41–45.
8. Thain C. S., Vandenbussche F., Laarhoven L. J. J. at al. Circadian rhythmus of ethylene emission in *Arabidopsis* // *Plant Physiol.* – 2004. – **136**, No 3. – P. 3751–3761.
9. Van Zhong G., Burns J. K. Profiling ethylene-regulated gene expression in *Arabidopsis thaliana* by microarray analysis // *Plant. Mol. Biol.* – 2003. – **53**, No 1. – P. 117–131.
10. Кулаева О. Н. Этилен в жизни растений // Сорос. образоват. журн. – 1998. – № 11. – С. 78–84.
11. Медведев С. С. Физиология растений. – С.-Петербург: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2004. – 336 с.

12. *Yang S. F., Hoffman N. E.* Ethylene biosynthesis and its regulation in higher plants // *Annu. Rev. Plant Physiol.* – 1984. – **35**. – P. 155–189.
13. *Дерфлинг К.* Гормоны растений. – Москва: Мир, 1985. – 303 с.
14. *Beaudoin N., Serizet C., Gosti F., Giraudat J.* Interaction between Abscisic Acid and Ethylene signaling cascades // *Plant Cell.* – 2000. – **12**, No 7. – P. 1103–1115.

*Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного
НАН України, Київ
Інститут фізіології рослин
і генетики НАН України, Київ*

Надійшло до редакції 14.09.2007