



УДК 633.11:[631.524.8+581.8]

ТРАНСФОРМАЦИЯ МЕЖМЕТАМЕРНЫХ ОТНОШЕНИЙ В ОНТОГЕНЕЗЕ ПОБЕГА ПШЕНИЦЫ

С.А. Степанов, В.В. Коробко, Ю.В. Даштоян

Саратовский государственный университет,
кафедра микробиологии и физиологии растений
E-mail: biofac@sgu.ru

В онтогенезе пшеницы наблюдается постоянная трансформация межметамерных отношений в результате вычленения новых метамеров конусом нарастания побега и одновременной дифференциации ранее образованных. Результатом этого является градация метамеров по особенностям развития их элементов и уровню автономности. В рамках концепции регуляторных систем автономность обеспечивается наличием рецепторов, афферентных и эфферентных путей проведения возбуждения (проводящих пучков), центральных регулирующих элементов, представленных в узлах стебля.

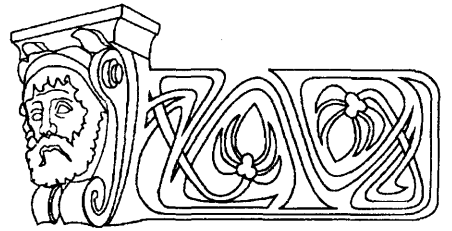
Transformation of intermetameric relations in wheat propagule ontogenesis

S.A. Stepanov, V.V. Korobko, Yu.V. Dashtoyan

Constant transformation of intermetameric relations is observed in wheat ontogenesis as a result of exarticulation of new metamerer by the propagule origin cone and simultaneous differentiation of the already formed ones. This leads to a gradation of metamerer by development features of their members and the self-sufficiency level. Within the framework of the regulator system concept, the self-sufficiency is provided by means of the availability of receptors, afferent and efferent paths of excitation propagation (conducting bundles), central adjusting members in clusters of the caulis.

Доминирование исследований по молекулярной и клеточной биологии растений, наряду с расширенным применением полученных результатов в сельском хозяйстве, пищевой промышленности и фармацевтике [1, 2], уменьшило интерес к другим, не менее важным, аспектам жизнедеятельности растений. Так, среди множества частных вопросов физиологии растений наиболее значимым остается определение механизмов интеграции структурной и функциональной целостности растения [3].

Известные сегодня гипотетические схемы интеграции отличаются различными взглядами на сущность растения и значимость его частей: 1) растение является надклеточной структурой, не адекватной организму, и подобно автотрофной экосистеме; тело растения, не являясь единым симпластом, поделено на множество симпластных доменов [4]; 2) растение является организмом, где апексы побега и корня являются доминирующими центрами интеграции на разных уровнях организации — от клеток до органов [3, 5]; 3) растение является организмом, где зона перехода от побега



к корню (корневая шейка) имеет центральные регулирующие элементы, куда стекается информация от рецепторов по афферентным путям проведения возбуждения, и после обработки поступает далее на исполнительные элементы (эффекторы) по эфферентным путям проведения возбуждения [6]; 4) физиология целостности растительного организма базируется на донорно-акцепторных отношениях его органов и частей тела [7]. Ни в одной из предлагаемых схем интеграции структур растения не отражены его важнейшие особенности: 1) метамерный принцип строения побега растения (рис.1); 2) трансформация межметамерных отношений в онтогенезе растения.

В связи с этим целью работы являлось изучение особенностей роста и развития метамеров побега пшеницы, структурных и функциональных аспектов межметамерных отношений в онтогенезе растения.

Исследования проводились в мелкоделяночных опытах на полях пристанционного селекционного севооборота НИИСХ Юго-Востока по соответствующим методикам [8].

Установлено, что возобновление роста и развития конуса нарастания, листьев эмбрионального побега зародыша зерновки пшеницы происходит при их разных стартовых состояниях у видов и сортов мягкой яровой пшеницы, определяемых особенностями эмбриогенеза. В частности, различия наблюдаются: по пластохрону и его фазе конуса нарастания побега, высоте и ширине конуса, длине 1–3-го листьев. Общим свойством эмбрионального побега зародыша для всех видов и сортов пшеницы являлось: 1) отсутствие объединения проводящих пучков и образования “пластинок” будущих узлов метамеров от основания конуса нарастания побега до основания первого листа; 2) большее число проводящих пучков первого листа (12–13 шт.) по сравнению со вторым и третьим листом; 3) объединение проводящих пучков 1–3-го листьев на участке от основания первого листа до нодальной пластинки; 4) наличие клеток склеренхимы в проводящих тканях щитка на уровне нодальной пластинки; в месте входа проводящего пучка щитка в основание побега с ним соединяются пучки колеоптиля.

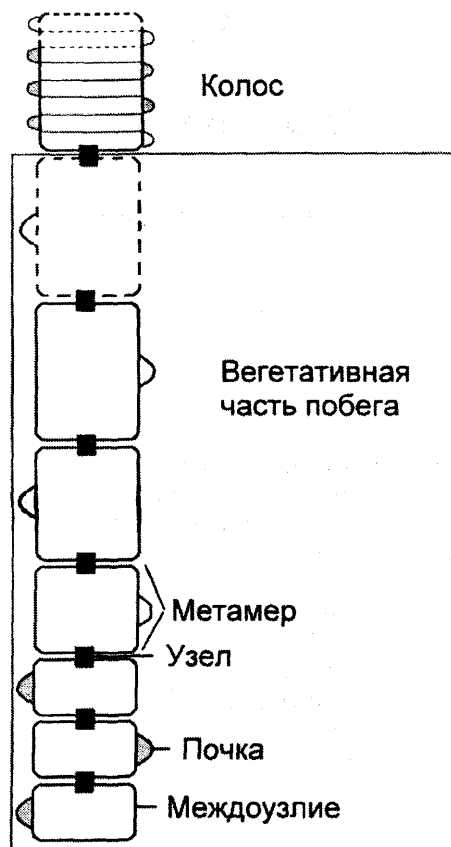


Рис.1. Схема метамерного строения побега пшеницы

Степень развития конуса нарастания и листьев эмбрионального побега зародыша с момента прорастания зерновок определяют не только морфофизиологические особенности нижних, прикорневых метамеров, но и других метамеров побега пшеницы. Основанием для подобного утверждения являются закономерности роста конуса, инициации метамеров, роста и развития листьев [8, 9].

В частности, в отношении морфогенеза листьев отмечены следующие особенности.

1. Длительное время рост листа происходит в состоянии примордия, что зависит от его положения в системе метамеров побега пшеницы. С момента формирования лигулы рост каждой из частей листа-пластинки и влагалища происходит независимо. При этом отмечается различие сортов в отношении кривых абсолютной и относительной скорости пластинок и влагалищ листьев. Наиболее существенно это проявляется в отношении листьев верхних метамеров побега пшеницы.

2. Некоторое время, специфичное для каждого из листьев, рост идет более медленными темпами. Эта тенденция прослеживается до тех пор, пока примордий или пластинка листа не достигнет длины примерно 1 мм, что соответ-

ствует завершению лаг-фазы роста. Одной из возможных причин подобной тенденции является дифференциация определенного числа проводящих пучков листа за этот период и завершение фазы апикального роста листа [9]. Другой возможной причиной может быть доминирование процесса компартиментализации некоторых структур клеток, определяющего динамику роста многоклеточной системы. В частности, показано [10], что размеры всех функциональных компартиментов (как дифференцированных, так и пролиферирующих) у самых различных организмов практически одинаковы и определяются величиной порядка 1 мм. Эта величина отражает расстояние, на котором эффективны не только электрические взаимодействия, но также и энергетическая кооперация между клетками посредством ионных потоков через проницаемые контакты.

Наибольшая продолжительность роста до достижения им длины 1 мм — 16—20 дней — отмечена для четвертого листа, что составляет 53—62% от общей продолжительности роста, определяемой по пластинке. Меньшая продолжительность роста отмечена для первого и второго листьев — 14—20% от общей продолжительности роста листа, определяемой по пластинке.

3. Завершение роста первого листа совпадает по времени с ускорением роста третьего листа, второго листа — с ускорением роста четвертого листа и т.д., что можно определить как эстафетный принцип роста листьев (рис. 2); в основе принципа, наиболее вероятно, лежит специфика развития проводящих тканей [9]. Анатомические исследования показали, что проводящая система одного из листьев, например первого листа, непосредственно «входит» в аналогичную систему второго и третьего листьев, тогда как объединение с другими листьями происходит при участии особого типа проводящих пучков узлов побега пшеницы, т.е. опосредованно [11].

Выявленная особенность роста листьев является, очевидно, видоспецифичной. В пользу данного предположения свидетельствуют эксперименты, в которых наблюдалось, что формирование транспортной системы у *Tr. aestivum* определяет особый тип донорной специализации листа, проявляющийся в преимущественном снабжении ассимилятами из первого листа третьего листа, второго—четвертого и т.д. У *Tr. urartu*, в отличие от *Tr. aestivum*, ассимиляты из первого листа равномерно распределяются в ближайшие второй и третий листья, что позволяет говорить об ином типе донорной специализации листа у исследуемого вида пшеницы [9]. Очевидно, что особенности транспортной системы видов пшеницы детерминированы организацией зерновки и проявляются на самых ранних этапах онтогенеза в своеобразии типа донорной нагрузки листьев [8, 9].

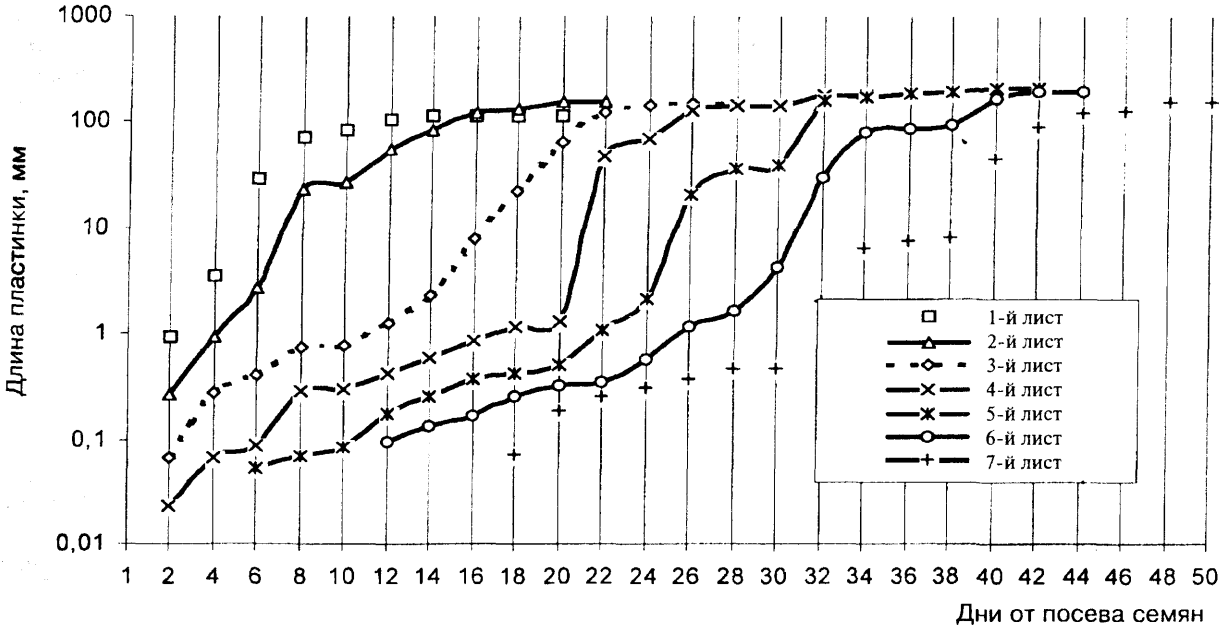


Рис. 2. Рост пластинок листьев яровой пшеницы Саратовская-36

4. Рост листьев происходит одновременно и относительно независимо от пластохронных и онтогенетических изменений конуса нарастания побега.

5. Градация сортов по максимальным значениям абсолютной и относительной скорости роста пластинок и влагалищ листьев постоянно изменяется вследствие подвижности баланса трофических, гормональных и электрофизиологических связей между конусом нарастания побега и растущими листьями, между элементами метамеров [9].

В итоге особенности морфогенеза листьев, как и других элементов метамеров [9], определяют специфичность их анатомической организации — развитие проводящих и ассимиляционных, механических и эпидермальных тканей, что определяется положением одноименного метамера в системе других метамеров побега и условиями, в которых осуществляются его рост и развитие.

Имеющиеся в литературе данные по степени развития разных элементов метамеров позволяют рассматривать каждый из метамеров как автономное целостное образование (рис. 3), где можно выделить рецепторы, афферентные и эфферентные пути проведения возбуждения (проводящие пучки), центральные регулирующие элементы, представленные в узле. В их качестве могут выступать клетки склеренхимы [9].

В онтогенезе побега пшеницы с момента прорастания зерновки наблюдается постоянная трансформация межметамерных отношений на уровне каждого из элементов метамеров [8, 12]. В результате степень автономности мета-

ров может изменяться из-за усиления или же ослабления отдельных элементов системы регуляции — рецепторов, эффекторов (в их качестве предлагается рассматривать все меристемы), канализированных связей (проводящих пучков), обеспечивая тем самым в целостном побеге пшеницы сбалансированность различных физиологических процессов, их устойчивость к воздействиям внешней среды. В процессе роста и развития элементов каждого из метамеров становление системы регуляции происходит постепенно; результатом этого является существующая очередность в дифференциации клеток.

Как отмечено ранее [9], одним из этапов эволюции фотосинтетического потенциала яровой пшеницы в процессе селекции явились изменения, связанные с увеличением относи-

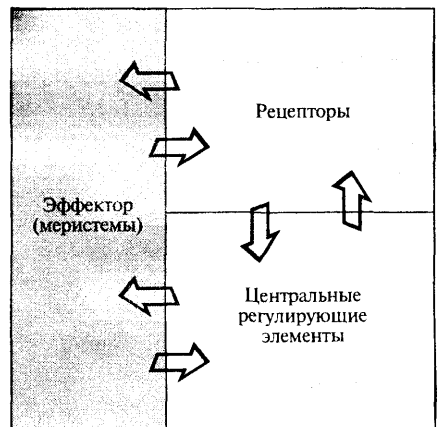


Рис. 3. Схема организации автономного метамера побега пшеницы



тельных размеров и продолжительности жизни верхних листьев. Основой этих изменений, очевидно, является динамичный баланс меж-метамерных *sink-source* отношений. В онтогенезе пшеницы на фоне факторов среды осуще-

ствляется постоянная трансформация этих отношений, реализуемая в функциях роста, развития элементов метамеров, степени их автономности и обеспечивающая в финале «искомую» биологическую продуктивность.

Библиографический список

1. *Minorsky P. V.* Achieving the in Silico Plant. Systems Biology and the Future of Plant Biological Research // *Plant Physiology*. 2003. V. 132. P. 404—409.
2. *Куликов А. М.* Генетически модифицированные организмы и риски их использования // *Физиология растений*. 2005. Т. 52. С. 115—128.
3. *Полевой В.В.* Физиология целостности растительного организма // *Физиология растений*. 2001. Т. 48. С. 631—643.
4. *Гамалей Ю.В.* Надклеточная организация растений // *Физиология растений*. 1997. Т. 44. С. 819—846.
5. *Полевой В.В.* Регуляторные системы организмов // *Вестн. Ленингр. ун-та*. 1975. №15. С. 104—108.
6. *Зубкус О.П.* Особенности генерации электрических импульсов растениями // *Изв. Сиб. отд-ния АН СССР, Сер. Биол. науки*. 1979. Вып. 5/1. С. 120—124.
7. *Мокронос А.Т., Холодова В.П.* Донорно-акцепторные системы и формирование семян // *Физиология семян / Под ред. К.Х. Каримова. Душанбе, 1990. С.3—11.*
8. *Степанов С.А.* Структурные и функциональные аспекты межметамерных отношений в онтогенезе побега яровой пшеницы: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2001.
9. *Степанов С.А.* Морфогенез пшеницы: анатомические и физиологические аспекты. Саратов, 2001.
10. *Асланиди К.Б., Вагадзе Д.М., Замятин А.А. и др.* Компарментализация определяет динамику роста многоклеточной системы // *Биол. мембраны*. 1996. Т.13, №3. С. 289—298.
11. *Patrick J.W.* Vascular system of the stem of the wheat plant. 2. Development // *Austral. J. Bot.* 1972. V. 20. P. 65—78.
12. *Щеглова Е.К., Степанов С.А.* Донорно-акцепторные отношения метамеров побега в онтогенезе пшеницы // *Бюл. Бот. сада Сарат. гос. ун-та*. 2003. Вып.2. С. 274—280.