

УДК 633.11: 581.143

## **ИНТЕГРАЦИЯ МОРФОГЕНЕЗА ПОБЕГА И КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ ПРОРОСТКОВ ПШЕНИЦЫ**

**С. А. Степанов, А. М. Страпко, М. Ю. Касаткин**

*Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского  
Россия, 410012, Саратов, ул. Астраханская, 83  
E-mail: hanin-hariton@yandex.ru*

Поступила в редакцию: 12.12.15 г.

**Интеграция морфогенеза побега и корневой системы проростков пшеницы.** – Степанов С. А., Страпко А. М., Касаткин М. Ю. – Рассматриваются особенности морфогенеза проростков пшеницы, содержание пигментов фотосинтеза, при наличии и отсутствии света, а также при удалении главного и придаточных зародышевых корней и побега.

**Ключевые слова:** пшеница, пигменты фотосинтеза, побег/корень, интеграция.

**Integration of morphogenesis of shoot and root system of seedlings of wheat.** – Stepanov S. A., Strapko A. M., Kasatkin M. J. – The article studies the features of morphogenesis of wheat seedlings, the maintenance of pigments of photosynthesis at presence and absence of light, as well as at the removal of the main and additional germinal roots and shoot.

**Key words:** wheat, photosynthesis pigments, shoot/root, integration.

Большая часть исследований по физиологии роста и развития растений осуществляется, как правило, в отношении отдельных его частей – побега или корневой системы. Их изучение в отдельности последовательно расширяет существующие представления об их структурной и функциональной организации: на уровне побега – конуса нарастания побега, полярности развития фитомеров побега, их межфитомерных взаимосвязей; на уровне корневой системы – апекса корня, градиента процессов пролиферации и элонгации корня (Иванов, 2011; Медведев, 2013). Внимание к проблеме интеграции побеговой и корневой систем растений основывается, прежде всего, на трофических, гормональных и электрофизиологических аспектах (Курсанов, 1976; Fromm, Lautner, 2007; Vanneste, Friml, 2009).

Зародыш зерновки пшеницы является по завершении эмбриогенеза на материнском растении сложной структурой, где при участии проводящей системы прослеживается интеграция главного и нескольких ярусов придаточных зародышевых корней и примордиев листьев побега (Степанов, Даштоян, 2004). Эти особенности структуры зародыша пшеницы, на что было обращено внимание в более ранних работах (Boyd, Avery, 1936; Красовская, 1950), позволяют использовать его в качестве удобного модельного объекта по изучению взаимосвязей побега и разных ярусов зародышевой корневой системы.

### Материал и методы

Эксперименты проводились в 2015 г. на кафедре микробиологии и физиологии растений Саратовского госуниверситета. Объектом изучения являлась яровая форма *Triticum aestivum* L., сорт Саратовская 36. Для определения морфогенетических характеристик интеграции побега и корневой системы проростков пшеницы применялись следующие варианты опытов, проводимые в климатокамере с фотопериодом день/ночь 16/8 при  $T = 18^{\circ}\text{C}$  и в условиях отсутствия света в термостате при той же температуре: 1) контроль; 2) удален главный зародышевый корень; 3) удален нижний ярус зародышевых корней; 4) удалены главный корень и нижний ярус зародышевых корней; 5) удалена почка. Варианты опытов закладывались на 3-суточных проростках, которые помещались в чашки Петри с 10 мл дистиллированной воды на фильтровальную бумагу. Через 3 суток от закладки опытов определяли длину побега и имеющихся зародышевых корней, их массу ( $n = 20$  в каждом из опытов). С целью устранения сигнальной функции света при заложении экспериментов параллельно семена пшеницы проращивали в течение 6 суток в чашках Петри в условиях абсолютной темноты в термостате.

Для определения влияния удаления корней на развитие листьев побега и содержания пигментов фотосинтеза использовали 12-суточные проростки пшеницы, растущие в климатокамере при тех же условиях (в пластиковых стаканчиках с вермикулитом, насыщенным водой до полной влагоёмкости). Содержание пигментов фотосинтеза определяли по описанной ранее методике (Степанов и др., 2014).

## ИНТЕГРАЦИЯ МОРФОГЕНЕЗА ПОБЕГА И КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ

### Результаты и их обсуждение

Как показали проведенные нами исследования, существенным фактором морфогенеза зародышевой корневой системы и побега является свет. В условиях отсутствия света с момента набухания семян и последующего роста и развития зародыша суммарная длина зародышевой корневой системы и побега была больше в сравнении с величиной этих признаков при наличии света. Масса корней и побега была также больше при отсутствии света, тогда как коэффициент корнеобеспеченности был меньше. Однако при наличии света длины главного зародышевого корня и корней нижнего яруса достигали одинаковых значений, что свидетельствует о равной величине их абсолютной скорости роста. При отсутствии света длина главного корня была больше, чем у корней нижнего яруса (табл. 1).

**Таблица 1**

Рост и развитие проростков пшеницы при наличии или отсутствии света

Фактор	Длина корней, мм				Длина побега, мм	Масса, мг		Коэффициент корнеобеспеченности
	главного	нижнего яруса	верхнего яруса	Σ		корни	побег	
Свет	63±4	63±3	44±2	169±5	76±3	68±3	83±4	0,81
Темнота	97±5	83±3	57±2	236±6	87±4	74±3	106±3	0,71

Апикальная часть корней при прорастании семян в условиях наличия света отличалась зелёной окраской, которая в последующем исчезала. Не исключено, что наблюдаемое явление, в основе которого лежат физиологические изменения в чехлике корня, отражается на сбалансированности процессов пролиферации и элонгации клеток зоны роста корня. Учитывая, что механизм действия света на рост растений до конца не ясен (Кузнецов, Дмитриева, 2011), считаем целесообразным оценить в последующих исследованиях протяженность зоны роста корня при наличии или отсутствии света в те же сроки, что установлены были ранее (Степанов и др., 2014).

Определение содержания пигментов фотосинтеза по завершении экспериментов в чашках Петри показало, что на свету в побегах проростков пшеницы содержание хлорофилла *a* было примерно в 10 раз больше по сравнению с его содержанием при отсутствии света. Меньшее различие наблюдалось в отношении других пигментов фотосинте-

за – хлорофилла *b* (5,3) и каротиноидов (6,2). В побегах проростков, растущих в темноте, отношение хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* было в 2 раза меньше по сравнению с проростками, растущими в присутствии света (Табл. 2). Отмечено также, что доля каротиноидов от общего содержания пигментов фотосинтеза в побеге проростков была больше в условиях отсутствия света.

**Таблица 2**

Содержание пигментов фотосинтеза в побеге проростков пшеницы при наличии или отсутствии света

Фактор	Содержание пигментов фотосинтеза, мг/г сырой массы				Отношение хлорофиллов <i>a/b</i>
	хлорофилл <i>a</i>	хлорофилл <i>b</i>	каротиноиды	Σ	
Свет	0,617±0,040	0,457±0,020	0,143±0,010	1,217±0,060	1,35
Темнота	0,06±0,007	0,087±0,007	0,023±0,001	0,17±0,008	0,69

Удаление зародышевых корней или побега через 3 суток от замачивания семян по вариантам опытов, что отмечено в методике, приводило в процессе последующего роста проростков к различным морфогенным явлениям со стороны корневой системы и побега. При отсутствии света это выражалось: при удалении главного корня (2-й вариант опыта) – в увеличении длины корней верхнего яруса, уменьшении массы корней, уменьшении коэффициента корнеобеспеченности; при удалении корней нижнего яруса (3-й вариант опыта) – возрастании длины корней верхнего яруса и появлении дополнительных корней, уменьшении массы корней и коэффициента корнеобеспеченности; при удалении главного корня и корней нижнего яруса (4-й вариант опыта) – уменьшение длины корней верхнего яруса и длины побега, уменьшение массы корней, побега и коэффициента корнеобеспеченности; при удалении побега (5-й вариант опыта) – значительно уменьшалась длина главного корня, менее существенно уменьшалась длина корней нижнего яруса (табл. 3).

При наличии света морфогенетические явления при удалении корней и побега по вариантам опытов проявлялись: при удалении главного корня (2) – в увеличении длины корней нижнего и верхнего ярусов, появлении дополнительных корней, уменьшении массы корней и побега, уменьшении коэффициента корнеобеспеченности по сравнению с контролем (1); при удалении корней нижнего яруса (3) – в возрастании длины корней верхнего яруса и появлении ещё большего

## ИНТЕГРАЦИЯ МОРФОГЕНЕЗА ПОБЕГА И КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ

числа дополнительных корней, уменьшении массы корней, побега и коэффициента корнеобеспеченности относительно контроля (1); при удалении главного корня и корней нижнего яруса (4) – в увеличении длины корней верхнего яруса, уменьшении длины побега, уменьшении массы корней, побега и коэффициента корнеобеспеченности; при удалении побега (5) – значительно уменьшалась длина главного корня, менее существенно уменьшалась длина корней нижнего яруса по сравнению с контролем (см. табл. 3).

**Таблица 3**

Морфогенетические изменения проростка пшеницы при удалении корней и побега в условиях наличия или отсутствия света

Вариант опыта	Длина корней, мм					Длина побега, мм	Масса, мг		Коэф. корнеоб.
	главно-го	ниж-него яруса	верх-него яруса	доп.	Σ		корней	побега	
	<b>Темнота</b>								
1	80±3	75±3	46±1		201±4	56±2	81±3	73±2	1,11
2		79±3	57±1		136±3	56±3	62±2	71±2	0,87
3	84±4		55±2	14	153±2	55±2	53±2	79±3	0,67
4			41±1		41±2	39±2	19±1	63±2	0,30
5	48±2	67±2	43±2		158±3				
<b>Свет</b>									
1	70±3	56±2	35±2		161±3	71±3	75±2	86±3	0,87
2		68±2	43±2	6	117±3	71±2	57±2	72±2	0,79
3	66±3		41±2	11	118±2	60±2	37±2	65±2	0,57
4			44±2	5	49±2	57±2	24±1	64±2	0,37
5	37±2	48±2	32±2		117±2				

Примечание: доп. – дополнительные корни; коэф. корнеоб. – коэффициент корнеобеспеченности.

Удаление зародышевой корневой системы или её части оказывает влияние на накопление пигментов фотосинтеза в побеговой части проростков пшеницы по завершении роста пластинки 1-го листа (Табл. 4). В частности, во всех вариантах опытов с удалением корней (2–4) наблюдалось уменьшение содержания хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов относительно контроля (1). Наиболее существенное уменьшение содержания хлорофиллов выявлено при удалении главного зародышевого корня и корней нижнего яруса (вариант 4), в то же время отмечено увеличение отношения хлорофиллов *a/b* (табл. 4). Длина 1-го и 2-го

листьев побега проростков была меньше в случае удаления главного корня и корней нижнего яруса, тогда как длина 3-го и 4-го листьев достоверно не изменялась по сравнению с контролем, что свидетельствует о большей интеграции главного зародышевого корня и корней нижнего яруса с 1-м и 2-м листом побега пшеницы.

**Таблица 4**

Содержание пигментов фотосинтеза в побеге проростка при удалении зародышевых корней пшеницы

Вариант опыта	Содержание пигментов фотосинтеза, мг/ г сырой массы				Отношение хлорофиллов <i>a/b</i>
	хлорофилл <i>a</i>	хлорофилл <i>b</i>	хлорофиллы	каротиноиды	
1	2,71±0,14	1,98±0,07	4,69±0,20	0,542±0,009	1,37
2	2,56±0,10	1,81±0,07	4,37±0,19	0,514±0,006	1,41
3	2,562±0,11	1,931±0,05	4,493±0,12	0,433±0,004	1,33
4	2,256±0,08	1,428±0,07	3,684±0,11	0,454±0,004	1,58

Таким образом, на основании проведенных исследований можно заключить: 1) свет тормозит рост зародышевых корней и побега проростков пшеницы; 2) свет влияет на последовательность роста главного зародышевого корня и корней нижнего яруса; 3) содержание пигментов фотосинтеза в побеге этиолированных проростков в несколько раз меньше по сравнению с проростками, растущими на свету, однако доля каротиноидов несколько больше; 4) в случае удаления главного зародышевого корня или корней нижнего яруса наблюдается компенсаторный эффект, проявляющийся в увеличении длины корней верхнего яруса и образовании дополнительных придаточных корней; 5) удаление побега приводит к угнетению роста зародышевых корней проростка; 6) удаление, даже частично, зародышевых корней проростков пшеницы приводит к уменьшению содержания пигментов фотосинтеза в побеге; 7) главный зародышевый корень и корни нижнего яруса интегрированы с нижними двумя листьями побега пшеницы.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Иванов В. Б.* Клеточные механизмы роста растений. М.: Наука, 2011. 104 с.  
*Красовская И. В.* Закономерности строения корневой системы хлебных злаков // Бот. журн. 1950. Т.35, № 4. С. 374–384.  
*Кузнецов В. В., Дмитриева Г. А.* Физиология растений. М.: Абрис, 2011. 783 с.

## ИНТЕГРАЦИЯ МОРФОГЕНЕЗА ПОБЕГА И КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ

- Курсанов А. Л.* Транспорт ассимилятов в растении. М.: Наука, 1976. 651 с.
- Медведев С. С.* Полярность и её роль в регуляции роста и морфогенеза растений. СПб.: Наука, 2013. 77 с.
- Степанов С. А., Даштова Ю. В.* Качественные аспекты анатомо-морфологической организации зародыша зерновки яровой пшеницы // Бюл. Бот. сада Саратов. гос. ун-та. Вып.3. Саратов: Науч. кн., 2004. С. 149–158.
- Степанов С. А., Ильин Н. С., Гагаринский Е. Л., Касаткин М. Ю.* Физиологические особенности морфогенеза проростков яровой мягкой пшеницы // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2014. Т. 14, вып. 3. С. 37–42.
- Boyd L., Avery G. S.* Grass seedling anatomy // Bot. Gaz. 1936. Vol. 97, № 4. P. 765–779.
- Fromm J., Lautner S.* Electrical signals and their physiological significance in plants // Plant Cell Environ. 2007. № 30. P. 249–257.
- Vanneste S., Friml J.* Auxin: a trigger for change in plant development // Cell. 2009. Vol. 136, № 6. P. 1005–1016.