

УДК 581.144.3

МОРФОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОРГАНИЗАЦИИ
СТРУКТУРЫ ЛИСТА ПРИ ПОВРЕЖДЕНИИ РАЗЛИЧНЫМИ
ГАЛЛОИНДУЦИРУЮЩИМИ ОРГАНИЗМАМИ

В. А. Спивак¹, Д. С. Рябова¹, Н. А. Спивак²

¹*Саратовский государственный университет
им. Н. Г. Чернышевского*

410012, Саратов, ул. Астраханская, 83

²*Саратовский государственный аграрный университет*

им. Н. И. Вавилова

410600, Саратов, Театральная пл., 1

Исследовали особенности изменчивости структурной организации листьев древесных растений при повреждении их галлоиндуцирующими беспозвоночными.

Ключевые слова: галлы, лист, мезофилл, паренхима, абаксиальный, адаксиальный, меристема, липа, ива, антоцианы, морфогенез.

MORPHOGENETIC VARIABILITY OF THE ORGANIZATION
OF STRUCTURE OF THE LEAF AT DAMAGE VARIOUS GAUL
THE INDUCING ORGANISMS

V. A. Spivak, D. S. Rybova, N. A. Spivak

Investigated features of variability of the structural organization of leaves of wood plants at damage by their gaul the inducing invertebrates.

Key words: gauls, leaf, mesophyll, parenchyma, abaxial, adaksialny, meristem, linden, willow, anthocyanin pigment, morphogenesis.

Галлогенез в мире растений – явление широко распространённое и неординарное. Подобно каллусам, галлы (цецидии) представляют собой внеорганные образования, но в отличие от них часто обладают правильной формой и обычно видоспецифичны. Многообразие форм, окраски, обусловленной биосинтезом веществ вторичного метаболизма, специфика развития привлекают к этим объектам специалистов различных направлений, занимающихся вопросами морфогенеза, онкологии, биоин-

форматики, управления сложными динамическими системами и др. Галлы, по сути, представляют собой совокупность управляющих и управляемых объектов. Их можно рассматривать как естественные модельные объекты, удобные при изучении механизмов управления адаптацией и формообразования различных структур.

В настоящее время единого мнения относительно физиологических механизмов галлообразования нет. С одной стороны, считается, что галлогенез обусловлен повышением осмотического давления в тканях, который вызван наличием личинки галлицы (Rowley, 1981), с другой – веществами элиситорами, индуцирующими пролиферацию клеток при поражении тканей растения (Тарчевский, 2002).

Целью данной работы являлось исследование морфогенетической изменчивости организации листа древесных растений при формировании галлов некоторыми галлоиндуцирующими организмами.

Материал и методика

Исследования проводили с 2010 по 2012 г. на кафедре микробиологии и физиологии растений НИУ СГУ им. Н. Г. Чернышевского.

Объектами исследования служили листовые галлы, обнаруженные на липе сердцевидной – *Tilia cordata* Mill., и иве козьей – *Salix caprea* L. Материал отбирали на территории Национального парка «Хвалынский» в окрестностях лагеря отдыха «Сосновый бор».

Отобранный материал фиксировали в растворе ФУС, в соотношении 10 : 1 : 4 (Барыкина, Веселова и др., 2004). Анатомические срезы получали с помощью ручного микротомы. Гистологические исследования проводили на временных препаратах под световым микроскопом МБИ-1 с использованием поляриметра. Фотографирование объектов осуществляли с помощью лазерного диссектора Leica DM 2500.

Результаты и их обсуждение

Галлогенез на листьях растений – явление распространённое, что связано:

- с доступностью и защищённостью листа для патогенных организмов;
- высокой метаболической активностью клеток и тканей листа;
- широким спектром выполняемых им функций;
- морфофизиологической пластичностью клеточных структур.

Как известно, листовая пластинка растений неравноценно защищена от повреждений (Усманов и др., 2001). Наиболее защищённой стороной типичного листа чаще является адаксиальная, покрытая более мощным слоем кутикулы. Однако с абаксиальной стороны лист, как правило, менее защищен и потому легко уязвим воздействиями различных биотических и абиотических факторов. Прежде всего это связано с наличием устьиц, которые, выполняя функцию газообмена и транспирации, длительное время остаются открытыми и часто не имеют защитных приспособлений, снижающих проникновение через них патогенных микроорганизмов.

Важной физиологической особенностью листа является его высокая специализация как органа полифункционального и, прежде всего, биосинтетического, производящего различные продукты: первичного и вторичного метаболизма, а также веществ, обладающих фитогормональной активностью. Поэтому для патогенных организмов данный орган представляет наибольший интерес как источник питания. Более того, при инфицировании листа они затрачивают минимум энергии при максимуме эффективности.

Такие новообразования на листе, как галлы, возникают в результате ответной реакции клеточных структур растения на поранения, вызванные паразитическими организмами. Однако паразитарные организмы в этом случае не стремятся к созданию условий для гибели органа или растения в целом. Они, изменяя программы жизнедеятельности клеток в местах поражения, переключают физиологические функции клеточных структур, такие как рост, развитие, обмен веществ и др., на отклонения от нормы, в этом проявляется прогресс паразитизма (Слепян, 1973).

На листьях липы нами были выявлены галлы двух форм. Одни имели конусовидную (рис. 1), а другие – сферическую форму (рис. 2). Разнообразие форм галлов обусловлено воздействием различных галлоиндуцирующих организмов: конусовидные формировались под действием нематод, а сферические – насекомых.

Конусовидные галлы всегда формировались с адаксиальной стороны листовой пластинки удалённо от проводящих пучков на листьях, закончивших рост. По размерам в высоту они варьировали от 4 до 8 мм. Характерной особенностью строения этих галлов являлось наличие зауженного основания в виде «ножки», высота которой в 4–5 раз превышала толщину листовой пластинки и была заполнена паренхимными клетками с крупными межклетниками. Над зауженным участком располагалось по-

лое тело галла, заселённое нематодами (см. рис. 1). Верхушка конусовидного галла имела округлую форму. Рост галла в высоту осуществлялся группой меристематически активных терминальных клеток, являющихся производными столбчатой и губчатой паренхимы. Дифференциация клеток в теле галла осуществлялась в акропетальном направлении, о чём свидетельствовала зональная окраска тканей – в клетках верхушки биосинтез пигментов отсутствовал в течение роста, тогда как по мере дифференциации клетки приобретали антоциановую окраску. Таковыми становились галлы по окончании роста. Отсутствие зелёной окраски свидетельствовало о полном переключении клеток на вторичный метаболизм и акцепторную функцию.

На поперечном срезе галла четко выделялось несколько типов паренхимных клеток. Под однослойным эпидермисом располагались пигментированные, хаотично разросшиеся паренхимные клетки. Число рядов клеток в данном клеточном слое не превышало двух-трех. Следующий наиболее мощный слой паренхимных клеток состоял из конгломерата пигментированных клеток, образующих в продольном направлении тяжи, разделённые воздушными полостями различных размеров. Внутренний слой представлял две четко различимые группы клеток. Клетки, непосредственно контактирующие с внутренним пространством галла, в пода-

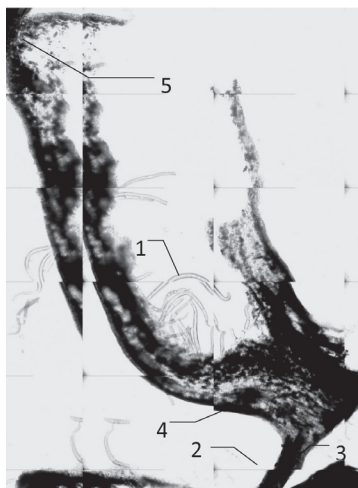


Рис. 1. Продольный срез конусовидного галла на листе липы, разрешение (x100); 1 – нематоды в полости галла; 2 – адаксиальная сторона листа; 3 – абаксиальная сторона листа; 4 – основание галла; 5 – верхушка галла

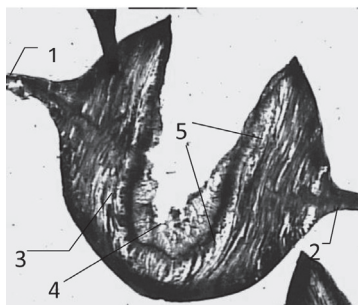


Рис. 2. Дорзовентральный срез галла листа липы с различным направлением клеточных структур; x100; 1 – адаксиальная сторона листа; 2 – абаксиальная сторона листа; 3 – меристематический тяж; 4 – каллюзная паренхима; 5 – диффузные клетки в теле галла

вляющем большинстве являлись непигментированными клетками. К ним примыкал слой, в основном состоящий из пигментированных клеток.

На продольном срезе в области основания (ножки) галла четко выделялись 2 типа клеток: вытянутые и округлые. В основном прозенхимные клетки формировали внешние ткани тела галла, тогда как паренхимные располагались со стороны внутренней полости галла и при основании. Вероятно, что такое разделение обусловлено пролиферацией клеток каллюсной ткани.

С абаксиальной стороны листовой пластинки в области основания галла, среди рыхло расположенных клеток, были четко видны выходящие мелкие нематоды. Они, вероятно, представляют собой расселяющихся особей. Размер тела нематод позволяет проникать в листовую пластинку через устьичную щель или микротравмы. В результате травмирования клеток хлоренхимы под действием веществ-элиситеров, ферментов и продуктов жизнедеятельности паразита мезофильные клетки дедифференцируются, переходят к делению и каллусогенезу. Очевидно, что размер галлов и их развитие обусловлено как временем заселения нематодами, так и их количеством в цещидии, а также реакцией растения на инфицирование.

Условиями для возникновения галл на листьях липы при поражении нематодами являются: дифференцированная листовая пластинка; нахождение устьиц в функционально активном состоянии; наличие влаги, поскольку проникновение нематод в устьица сопряжено с перемещением их из внешней среды в растение.

Галлы сферической формы образовывались на листовой пластинке при заселении насекомыми – галлицами. Место возникновения этих галл, как правило, было приближено к проводящим пучкам, содержащим камбий. Заселение листьев происходило с адаксиальной стороны путём отложения яиц в мезофилл под столбчатую паренхиму. При этом клетки мезофилла, судя по их слабой пигментированности, прекращали фотосинтезировать и становились гетеротрофными. В это же время происходила морфогенетическая трансформация клеток столбчатого и губчатого мезофилла; утратив свою специфичность, они становились однотипными. На дорзовентральном срезе хорошо заметны между этими клетками воздушные полости. В процессе развития личинки вокруг неё из клеток мезофилла образовывалась двухслойная капсула (см. рис. 2) неправильной, эллипсовидной формы. Причем если внешний слой капсулы состоял

из клеток, расположенных полярно в дорзовентральном направлении, то внутренний слой, контактирующий с личинкой, отличался латеральной направленностью. С абаксиальной стороны капсулы наблюдалось более активное клеточное деление, что приводило к её ассиметричному развитию. С адаксиальной стороны отмечали меньшее разрастание клеток, что связано с местоположением здесь выхода галлицы. С абаксиальной же стороны клетки разрастались, дифференцировались и усиливали развитие покровной ткани.

На границе двух слоев капсулы образовывался меристематический тяж, который с внутренней стороны капсулы, в её базальной части формировал мощную паренхиму каллюсного типа, заполняющую полость галла с абаксиальной стороны листа. Очевидно, что изменение размеров галла обусловлено деятельностью образовательных тканей проводящих пучков, которые активируются с момента заселения листа галлицами.

Клетки капсулы, очевидно, синтезировали вещества как первичного, так и вторичного метаболизма, обеспечивающие нормальное развитие личинки и биохимическую защиту галлов от листогрызущих насекомых, в отличие от неповреждённых мезофильных клеток. Для последних характерно наличие мелких клеток и фотосинтезирующих пигментов.

Важной особенностью галл, обнаруженных на листьях ивы козьей, являлось их месторасположение. Они всегда формировались вдоль крупных проводящих пучков с латеральной стороны. На основании анатомического анализа дорзовентральных срезов галлов было установлено, что галлы имели почти правильную форму шара (рис. 3). Эти новообразования отличались неравноценным расположением их полушфер. Так, с адаксиальной стороны выпуклая часть галла была светло-желтой с окаймляющим её слоем клеток антоциановой окраски, расположенных почти на уровне листовой пластинки. Большая часть этой полушферы размещалась в листовой пластинке. С абаксиальной стороны полушфера максимально раз-

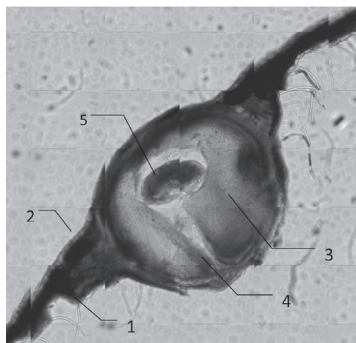


Рис. 3. Галл на листе ивы с личинкой; $\times 100$: 1 – адаксиальная сторона листа; 2 – абаксиальная сторона листа; 3 – меристематический тяж; 4 – каллюсная паренхима; 5 – личинка галлового комарика

мещалась за пределами листовой пластинки и была покрыта редкими простыми трихомами. Тело галла с абаксиальной стороны было лишено какой-либо пигментированности. В центре нижней полусферы галла выделялась зона, лишённая трихом, место будущего выхода галлицы из капсулы. В формирующихся галлах этот участок был несколько вогнутым. В зрелых галлах это место становилось выпуклым, что указывало на завершение развития насекомого и подготовку его к выходу из галла.

Камера, в которой располагалась личинка, относительно центральной оси галла была смещена к адаксиальной стороне листа, имела воздухоносный канал, соединяющий полость капсулы со слоем паренхимных клеток, производных губчатого мезофилла, находящихся под эпидермисом с абаксиальной стороны. Поскольку с абаксиальной стороны располагались устьица, очевидно, что с помощью данного хода осуществлялся газообмен между полостью капсулы и внешней средой. Доказательством этого являлось рыхлое расположение мезофильных клеток с абаксиальной стороны.

Тело галла в основном представлено паренхимными, однотипно организованными клетками. На границе галла и тканей листа располагались меристематические клетки, обеспечивающие разрастание галла, как к периферии, так и к его центру. Таким образом, в формировании галлов на листе ивы ведущее место занимали образовательные ткани проводящих пучков.

Выводы

1. При поражении листьев галлоиндуцирующими организмами в клеточных структурах происходят трансформации физиологических функций тканей, приводящие к проявлению меристематической активности ранее дифференцированных клеток и переключению питания мезофилла с автотрофного на гетеротрофный тип.

2. Морфогенетическая трансформация тканей растений находится под контролем галлоиндуцирующих организмов, их видовой специфичности, обусловленной обменом веществ.

3. Переключение клеток растения на производство веществ вторичного метаболизма под воздействием галлоиндуцирующих организмов направлено на защиту развивающихся особей в цецидах от биотических факторов, в частности от фитотрофных организмов.

Список литературы

Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятков А. Г., Джалилова Х. Х., Ильина Г. М., Чубатова Н. В. Справочник о ботанической микротехнике. М. : Изд-во Моск. ун-та, 2004. 312 с.

Слепян Э. И. Патологические новообразования и их возбудители у растений. Галлогенез и патологический тератогенез. Л. : Наука, 1973. 512 с.

Тарчевский И. А. Сигнальные системы клеток растений. М. : Наука, 2002. 294 с.

Усманов И. Ю., Рахманкулова З. Ф., Кулагин А. Ю. Экологическая физиология растений. М. : Логос, 2001. 224 с.

Rowley G. Gibberiliny crown gall in the callus // Agr. and Bid Chem. 1981. Vol. 45, № 12. P. 2955–2956.

УДК 633.11 (043.3)

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РАЗВИТИЯ
МЕЖДОУЗЛИЙ И УЗЛОВ ФИТОМЕРОВ ПОБЕГА ПШЕНИЦЫ

С. А. Степанов, В. Д. Сигнаевский, М. В. Ивлева, С. И. Тимирова

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

Представлено описание и параметры развития клеток междоузлия и узла пятого фитомера побега яровой пшеницы. Установлены фитомерные различия междоузлий стебля по длине, толщине стенки, диаметру сердцевины. В онтогенезе побега пшеницы наблюдается закономерная последовательность развития механических, проводящих и покровных тканей междоузлия стебля.

Ключевые слова: фитомер, междоузлие, развитие, пшеница.

MORFOLOGO-ANATOMIC ASPECTS OF DEVELOPMENT
INTERNODES AND NODES OF PHYTOMERS OF SHOOT WHEAT

S. A. Stepanov, V. D. Signaevsky, M. V. Ivleva, S. I. Timirova

The description and parameters of development of cells in internodes and nodes of the fifth phytomer of shoot of spring wheat is presented. Phytomerous distinctions