

Список литературы

Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятов 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 паталогический 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

internodes a stem on length, a thickness of a wall, diameter of a pith are established. In ontogeny shootwheat the natural sequence of development of mechanical, vascular and epidermal tissues in internode a stem is observed.

Key words: phytomer, internode, development, wheat.

Изучению сортовых особенностей анатомической организации стебля пшеницы посвящено много работ, но в основном в связи с изучением их устойчивости к полеганию (Тетерятченко, Ильинская-Центилович, 1959; Дорофеев, Градчанинова, 1971). Ряд исследователей, считая, что стеблевое полегание связано с недостаточным развитием нижних междоузлий, изучали анатомическую структуру первого и второго междоузлия (Тетерятченко, Ильинская-Центилович, 1959; Сеницына, Молодых, 1976). Лишь немногие исследователи (Новохатин, 1982), наряду с нижними междоузлиями, исследовали анатомическую структуру верхнего междоузлия. Описание параметров развития клеток в междоузлиях и узлах стебля, за небольшим исключением, как правило, отсутствует.

Несмотря на сходный план строения, каждое отдельно взятое междоузлие отличается от соседних с ним рядом особенностей. Установлены фитомерные различия по некоторым морфологическим и анатомическим показателям (Ильинская-Центилович, Тетерятченко, 1963). Согласно некоторым исследованиям (Меремкулова, 1974; Кызласов, Кочетыгова, 1978) каждое последующее междоузлие (снизу вверх от корневой системы) длиннее предыдущего, причём 3–4 нижних междоузлия остаются сближенными, образуя в совокупности с узлами и междоузлиями боковых побегов узел кушения. Последовательность развития и дифференциация тканей междоузлий стебля пшеницы отражена в незначительном числе работ (Ордина, 1952; Меремкулова, 1974; Захарченко, Кумаков, 1998; Busby, O'Brien, 1979).

Материал и методика

Изучалась травянистая жизненная форма злаковых культурных растений – *Triticum aestivum* L. (сорт Саратовская 52). Исследовались междоузлия и узлы фитомеров побега (с момента прорастания зерновки, в момент цветения, за неделю до уборки урожая). Основное внимание уделялось особенностям развития узла и междоузлия 5-го фитомера побега. Объекты фиксировали слабым раствором Навашина в течение 24 часов при комнатной температуре (Прозина, 1960), затем промывали в проточной воде и

помещали в раствор глицерин–спирт (1:1). Анатомические исследования стебля ($n=10$) проводили на поперечных и продольных срезах. Препараты для анатомирования готовились по У. Дженсену (1965). Толщина срезов 7–15 мкм. Статистическую обработку результатов исследований проводили с использованием пакета программы Excel Windows 2007.

Результаты и их обсуждение

Анатомические исследования, проведенные в период цветения Саратовской 52, позволили дополнить существующее представление о строении междоузлий и узлов стебля. Большая часть поверхности междоузлий представлена вытянутыми вдоль их длины основными эпидермальными клетками с извилистыми продольными стенками. В 5-м междоузлии длина такой клетки варьирует от 40 до 160 мкм, ширина – от 22 до 32 мкм, то есть большее различие отмечается по длине клеток; отношение длины к ширине клеток изменялось при этом от 1,3 до 7,2 на разных участках междоузлия. Основные эпидермальные клетки содержат ядро и цитоплазму, в клеточной стенке наблюдается значительное число пор, главным образом в местах смыкания смежных клеточных стенок.

Другой тип клеток эпидермиса междоузлий – парные клетки. В ходе их изучения выявлено, что кроме описанного в литературе типа организации этих клеток (Мирославов, 1974) могут отмечаться и другие типы: 1) когда располагаются вместе две пары парных клеток; 2) когда на две опробковевшие клетки приходится одна клетка с включениями соединений кремния. В таких окремневших клетках наблюдалось небольшое число блестящих гранул неуставленной природы. На продольных срезах отмечено, что содержимое окремневших клеток образует вогнутую сферу, обращенную к поверхности междоузлия, а блестящие гранулы в этом случае видны как небольшие бугорки. Опробковевшие клетки 5-го междоузлия стебля Саратовской 52 имели размеры 7 x 29 мкм, окремневшие клетки немного меньше – 9 x 18 мкм.

Среди эпидермальных клеток, главным образом в верхней части междоузлия, отмечен ещё один, реже встречающийся тип клеток, имеющих значительное число шипообразных выростов в оболочке, обращенных к поверхности стебля. На отдельных срезах такая клетка имела внутри большую полость с ядром, цитоплазмой, ответвления которой наблюдались в поровых каналах клеточной стенки. Отдельные поровые каналы соединялись с каналами примыкающих к ним волокон склерен-

химы. В клеточной стенке таких клеток отмечена ярко выраженная слоистость, что придавало визуальное сходство с клеточной стенкой склерейд склеренхимы.

Устьица располагались одним-двумя рядами вдоль продольной оси междоузлий над глубже расположенными участками ассимиляционной паренхимы. Каждое устьице было представлено парой гантелевидных замыкающих клеток и парой околоустьичных клеток. Они были связаны посредством хорошо выраженных поровых каналов клеточной стенки с основными эпидермальными клетками. Расширенные участки замыкающих клеток соединялись через поровые каналы с околоустьичными клетками устьиц. Размеры замыкающих клеток устьиц в 5-м междоузлии стебля Саратовской 52 составляли 32 x 50 мкм, околоустьичных клеток – 40 x 44 мкм. Описанное строение эпидермиса междоузлий характерно лишь для участков, не прикрытых влагалищем листа.

Под эпидермальными клетками располагаются клетки механического кольца, представленные волокнами склеренхимы, между которыми по периметру стебля отмечаются на поперечных срезах более двух десятков собранных в группы клеток ассимиляционной паренхимы. Волокна склеренхимы длинные, но обладают сравнительно тонкими стенками и похожи в этом отношении на ксилемные волокна склеренхимы. Ширина отдельного волокна в 5-м междоузлии составляет 9–13 мкм при толщине стенки 1 мкм, отмечено ланцетовидное ядро с несколькими ядрышками. Все волокна имели заострённые концы и поры клеточных стенок.

Клетки ассимиляционной паренхимы на продольных срезах 5-го междоузлия имели размеры от 13 x 65 мкм до 67 x 96 мкм и, как правило, состояли из небольшого числа ячеек. Выраженность клеток ассимиляционной паренхимы на поперечных срезах стебля уменьшалась от верхушки междоузлия к его основанию, причём наиболее существенно под влагалищем листа.

К механическому кольцу и ассимиляционной паренхиме примыкают небольшие по размеру проводящие пучки. В различных участках вдоль длины междоузлия положение более крупных пучков менялось – или ближе к центру или к периферии поперечного среза стебля. Некоторые мелкие проводящие пучки имеют поперечные соединения друг с другом, ранее наблюдаемые и в листьях пшеницы; чаще такие пучки обнаруживались в нижней части междоузлия. Вокруг центральных сосудов ксилемы

и ситовидных элементов флоэмы в пучке имеются паренхимные клетки, интенсивно окрашивающиеся красителем альциановым синим.

Как показали наши наблюдения, число пучков в разных междоузлиях одного и того же растения достаточно стабильно, составляя для Саратовской 52 от 34 до 42. Однако в разных участках междоузлия их число может изменяться за счёт вхождения из других междоузлий дополнительных мелких пучков или их объединения. В эпикотиле число пучков было меньше, 12–14, и они были сгруппированы ближе к его центру.

Паренхимные клетки междоузлия различались по своим размерам. Более крупные из них были расположены к центру междоузлия – 80×200 мкм на продольных срезах 5-го междоузлия; меньшие по размерам клетки паренхимы междоузлия наблюдались на уровне верхней части подушечки листового влагалища (25×50 мкм или 40×80 мкм). Все клетки паренхимы имели пластиды ($1,8 \times 2,2$ мкм).

В узле стебля, связывающего два смежных междоузлия и прикрытого расширенным основанием влагалища листа, отмечено большое число смыкающихся проводящих пучков, образующих на продольных срезах узла несколько ярусов. Пучки гетерогенны по степени дифференциации их ксилемных и флоэмных элементов и окружены мелкими паренхимными клетками, обладающими, судя по наличию ядра и интенсивно окрашивающейся гематоксилином Гейденгайна цитоплазме, хорошей меристематической способностью, что позволяет рассматривать последние как особый тип меристемы – меристемы узла.

В нижней части узла и между отдельными проводящими пучками наблюдались особые типы клеток склеренхимы – брахисклереиды (Степанов, 1992). Размеры брахисклереид в верхних 2 узлах в период цветения Саратовской 52 составляли от 37×84 мкм до 57×234 мкм. Они имели на продольных срезах относительно прямоугольную форму, большое число поровых каналов в клеточной стенке, ядро с ядрышками и цитоплазму. Толщина стенки, однако, была небольшой при сравнении с другими типами склереид (Эсау, 1969; Степанов, 2006).

Протяженность узла от верхней группы объединяющихся проводящих пучков до брахисклереид в его основании составляла в верхних 2 узлах стебля пшеницы Саратовская 52 от 1570 до 1750 мкм. Клетки ассимиляционной паренхимы в нижней части узла и клетки, примыкающие к проводящим пучкам, содержат большое число хлоропластов. В этом отношении они имели сходство с поперечными клетками оболочки зернов-

ки пшеницы. Учитывая особый C_4 -тип фотосинтеза поперечных клеток (Дунаева, 1982), не исключено подобное и в отношении паренхимы узла.

Анализ динамики развития междоузлий стебля яровой пшеницы Саратовской 52 показал, что от момента посева нижние метамеры обладают более дифференцированными клетками различных тканей. В последующем онтогенезе пшеницы гетерогенность по степени дифференциации клеток междоузлий и узлов от основания к верхушке побега сохраняется. Одними из первых в междоузлиях дифференцировались проводящие пучки, прежде всего клетки протофлоэмных волокон, паренхимы флоэмы и сосуды ксилемы. В дальнейшем дифференциация проявлялась в сердцевине и среди клеток эпидермиса. На поперечных срезах междоузлий отмечено, что проводящие пучки специализировались двумя локусами – справа и слева от условного диаметра междоузлия, причем более быстрая дифференциация прослеживалась только у части пучков, захватывающая в последующем и другие пучки. По мере роста междоузлий и специализации их клеток происходит поочередная (снизу вверх) дифференциация склереид в основании узлов. К моменту цветения дифференциация склереид характерна и для последнего верхнего узла стебля.

В последующем развитии междоузлий происходило разрушение и частичный лизис паренхимных клеток сердцевин, причём в верхних междоузлиях этот процесс начинался до момента цветения. Деструктивным изменениям подвергались и клетки ассимиляционной паренхимы с потерей ими внутреннего содержимого к концу вегетации и образованием сферических, интенсивно окрашивающихся структур, предположительно липидов. Изменениям подвергались и клетки механического кольца. Клеточные стенки волокон склеренхимы сильно утолщались с сохранением хорошо выраженных поровых каналов, до конца онтогенеза в них отмечались цитоплазма и ядро.

Морфолого-анатомическая организация стебля яровой пшеницы Саратовская 52 к концу вегетации (за неделю до уборки) имеет черты, определяемые всей совокупностью физиологических процессов в онтогенезе растения. В частности, при анализе длины междоузлий стебля было отмечено, что наиболее короткими (примерно 1 мм) являются междоузлия узла кущения – 2-го и 3-го, наиболее длинным – верхнее междоузлие, несущее колос. Средняя длина эпикотила и 4-го междоузлия были одинаковы. Следующее, 5-е междоузлие возросло в длину примерно в три раза относительно ниже расположенного 4-го междоузлия. В последующих междоузлиях воз-

растение их длины относительно предыдущих междоузлий было меньше (примерно в 1,5–1,6 раза). Более резкое возрастание их длины характерно для тех метамеров, которые имели более развитый лист относительно предшествующих метамеров – 4-го и 5-го междоузлий (рис. 1).

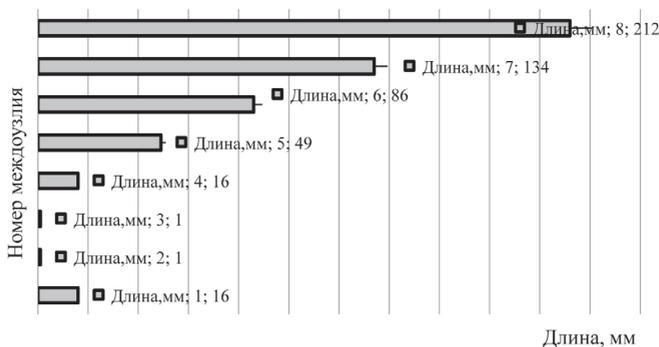


Рис. 1. Длина междоузлий стебля Саратовской 52

Сравнение диаметров междоузлий в верхней, средней и нижней его частях показало, что наибольшая величина данного признака характерна для 7-го междоузлия, второго от колоса, меньшая величина – для эпикотилия. Диаметр 1-го – 3-го междоузлий на всём протяжении их длины был постоянен. В верхних, 6-м и 7-м междоузлиях, диаметр в нижней их части был меньше, чем в середине или вверху. Это указывает, по нашему мнению, на ограничение возрастания диаметра в нижней части междоузлия из-за механического давления, развиваемого со стороны влагалищ листьев по мере их роста и дифференциации. Диаметр колосонесущего междоузлия в верхней части был меньше, чем в нижней, и особенно отличался от диаметра в средней его части. Отмечено также, что в 4-м междоузлии диаметр в средней части может быть меньше, чем в его нижней и верхней частях (рис. 2).

Полость в середине междоузлия выражена не у всех метамеров стебля пшеницы. В 1-м – 4-м междоузлиях Саратовской 52 не выявлено наличия полости, в 5-м междоузлии она отмечена у отдельных растений, в 6-м – у большинства растений. Большой диаметр полости отмечен в средней части 7-го и 8-го междоузлий. У 5-го и 6-го междоузлий большее развитие данного признака характерно для верхней части междоузлий (рис. 3).

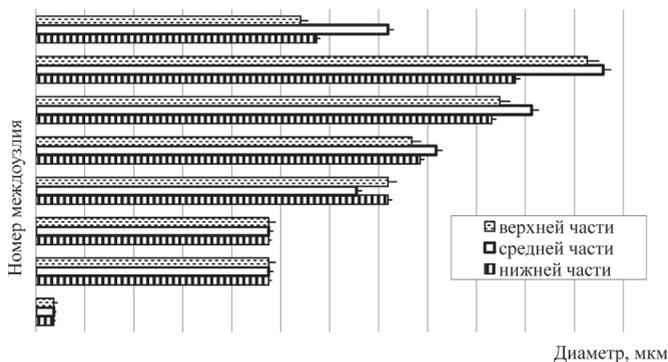


Рис. 2. Диаметр междоузлий стебля Саратовской 52

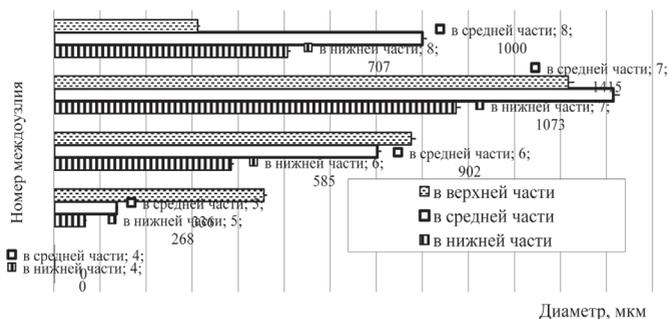


Рис. 3. Диаметр полости междоузлий стебля Саратовской 52

Расчётное определение толщины стенки междоузлий ($1/2$ от разницы между значениями диаметра соответствующего междоузлия и диаметра полости) позволило установить, что от 5-го междоузлия к верхним происходит уменьшение её величины; при этом, в 5-м и 6-м междоузлиях толщина стенки в верхней части была меньше в сравнении с другими участками. В 7-м междоузлии толщина стенки была примерно одинакова по всей его длине. В верхнем, 8-м, междоузлии толщина стенки в верхней части была больше относительно нижней и, особенно, средней его частей.

Таким образом, анализ развития междоузлий стебля яровой пшеницы Саратовская 52 показал, что к концу вегетации каждому из них при-

суши свои специфические черты, определяемые положением в системе фитомеров побега растения.

Список литературы

- Дженсен Ч.* Ботаническая гистохимия. М.: Мир, 1965. 377 с.
- Дорофеев В. Ф., Градчанинова О. Д.* Анатомическое изучение стебля и листа пшеницы // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. Л., 1971. Т. 44, вып. 1. С. 57–75.
- Дунаева С. Е.* Ультраструктура поперечных клеток мезокарпия зерновки *Triticum aestivum* // Бот. журнал. 1982. Т. 67. С. 526–532.
- Захарченко Н. А., Кумаков В. А.* Продолжительность и последовательность периодов скрытого и видимого роста вегетативных органов побега яровой мягкой пшеницы // Сельскохозяйственная биология. 1998. № 1. С. 76–85.
- Ильинская-Центилович М. А., Тетерятченко К. Г.* Особенности анатомического строения стебля озимой пшеницы в связи с полеганием // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1963. № 1. С. 105–107.
- Кызласов В. Г., Кочетыгова М. Г.* Анализ изменчивости длины междоузлий стебля у пшеницы // Генетика. 1978. Т. 14, № 7. С. 1231–1236.
- Меремкулова Р. Н.* О некоторых закономерностях роста стебля пшеницы // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биология. 1974. № 5. С. 92–95.
- Мирославов Е. А.* Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л.: Наука, 1974. 119 с.
- Новохатин Ю. М.* Анатомическое строение стебля яровой пшеницы // Селекция засухоустойчивых, среднеспелых, скороспелых зерновых культур: межвуз. сб. Новосибирск, 1982. С. 37–46.
- Ордина Н. А.* О методике изучения меристематической деятельности // Докл. АН СССР. 1952. Т. 84, № 4. С. 825–828.
- Прозина М. Н.* Ботаническая микротехника. М.: Высш. шк., 1960. 254 с.
- Синицына С. М., Молодых Л. В.* Анатомио-морфологические особенности короткостебельных сортов яровой пшеницы // Науч. тр. Ленингр. СХИ. Ленинград, 1976. Т. 310. С. 3–8.
- Степанов С. А.* Склеренхима – нервная ткань растений? // Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения: сб. науч. ст. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2006. Вып. 9. С. 59–65.
- Тетерятченко К. Г., Ильинская-Центилович М. А.* К методике оценки пшениц на устойчивость против полегания // Селекция и семеноводство. 1959. № 4. С. 72–73.
- Эсау К.* Анатомия растений. М.: Мир, 1969. 564 с.
- Busby C. H., O'Brien T. P.* Aspects of vascular anatomy and differentiation of vascular tissues and transfer cells in regulative nodes of wheat // Austral. Y. Bot. 1979. Vol. 27, № 6. P. 703–711.