

УДК 633.11:[631.524.8+581.8]

МЕТАМЕРНЫЙ ПРИНЦИП СИСТЕМЫ РЕГУЛЯЦИИ ПРОДУКТИВНОСТИ ПШЕНИЦЫ

С. А. Степанов

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

Рассматриваются особенности онтогенеза пшеницы и существующие гипотезы целостности растения. Предлагается новая концепция системы регуляции продуктивности пшеницы на основе формирования автономности метамеров побега и особой роли склеренхимы в жизни растения.

Ключевые слова: пшеница, онтогенез, метамер, склеренхима.

METAMEASURED PRINCIPLE OF SYSTEM OF REGULATION EFFICIENCY OF WHEAT

S. A. Stepanov

Features ontogeny wheat and existing hypotheses of integrity of a plant are considered. It is offered new to the concept of system of regulation of efficiency of wheat on the basis of autonomy formation metameres runaway and a special role sclerenchymes in a plant life.

Key words: wheat, ontogeny, metamer, sclerenchyma.

Для обеспечения продовольствием возрастающего населения Земли, составляющего к 2015 г. более семи миллиардов, требуется постоянное увеличение площади суши, занимаемой культурными растениями, или же изменение структуры, прежде всего, посевных площадей в пользу растений, имеющих более высокую продуктивность. Продуктивность отдельного растения определяется как величина биомассы, биогенных летучих веществ и энергии, производимой за единицу времени (Реймерс, 1990). Ведущую роль в продуктивности растения играют внешние и внутренние (эндогенные) факторы среды. Среди внешних факторов среды наибольшее влияние оказывают свет, температура, условия минерального питания, наличие воды, вредители и болезни растений. К эндогенным

факторам продуктивности относят отдельные физиологические процессы на клеточном, тканевом и органном уровнях организации растения (Кузнецов, Дмитриева, 2011).

Длительное время с начала XX в. фотосинтез рассматривался как ведущий физиологический процесс, определяющий величину биомассы. В 1955–1975 гг. (СССР) А. А. Ничипоровичем была разработана теория «Фотосинтетическая продуктивность растений». Вместе с тем имелись факты о зависимости фотосинтеза от онтогенетического состояния растения (Любименко, 1963; Singh, Lal, 1935), о зависимости продуктивности от развития не только ассимилирующих органов (доноров метаболитов), но и формирующихся плодов, семян, растущих листьев – потребителей (акцепторов) ассимилятов (Беликов, 1955; Мокроносов, Холодова, 1990). Доминирующая роль морфогенетических процессов в детерминации фотосинтеза ярко выявилась с созданием короткостебельных растений, обладающих большей продуктивностью (Sadras et al., 1993). Экспериментальные работы по определению взаимозависимости фотосинтеза и роста, развития растений одновременно стимулировали внимание к фундаментальной проблеме – проблеме целостности растения (Полевой, 2001). Разнообразие суждений и мнений по рассматриваемой проблеме образно выразил Ю. В. Гамалея (1997): «... феномен растений как формы жизни остается, как и прежде, загадочным». Актуальность исследований в этой области физиологии растений, ошибочное трактование, на наш взгляд, отдельных фактов послужило основанием для нашей работы.

Материал и методика

Эксперименты проводились с 1981-го по 2010 г. на кафедре микробиологии и физиологии растений Саратовского госуниверситета. Объектом изучения являлись *Triticum aestivum* L. и *Populus nervirubens* Alb. Описание морфологических, анатомических и физиологических методик исследования представлено ранее (Степанов, 2001).

Результаты и их обсуждение

Как показали проведенные нами исследования, с момента посева и возобновления онтогенеза зародыш пшеницы является сложноорганизованной системой, в которой наиболее дифференцированы проводящие ткани, рассматриваемые в настоящее время в качестве проводников пластических веществ и биоэлектрических потенциалов. Большее их разви-

тие наблюдается в колеоптиле и примордии первого листа, длина которого составляет 0,9–1,4 мм. Число проводящих пучков в примордии листа уже соответствует их числу в средней части пластинке зрелого листа. Менее развиты проводящие ткани в примордиях второго и третьего листьев, и, как показали исследования, их дифференциация прослеживается с момента посева зерновок по мере роста и развития проростков пшеницы.

Следует отметить, что в рецепции света проростками существенную роль выполняет колеоптиль, прикрывающий сверху листья зародыша. Апикальная часть колеоптиля оценивает интенсивность и качество света, одновременно являясь местом синтеза ауксина. В настоящее время показано, что из всех растительных гормонов только ауксину (индолилуксусной кислоте – ИУК) свойственно ярко выраженное полярное передвижение по тканям растения от верхушки побега к его основанию. Полярный транспорт ИУК проявляется в различных морфогенетических эффектах, в том числе апикальном доминировании, обеспечивая вместе с другими градиентами (биоэлектрическими потенциалами, ионами Ca^{2+} , микроРНК и др.) разметку (паттернирование) формирующихся органов и тканей растения (Медведев, 2005; Романов, Медведев, 2006).

Как показали проведенные исследования, колеоптиль является высокоспециализированной структурой, анатомически имеющей деление на зоны восприятия, проведения и рецепции света. Светопроведение осуществляется нижележащими от верхушки тканями проводящих пучков и паренхимы, образующих два потока, направленных в различные фоторецепторные центры проростка: главную почку и эпикотиль. В первые несколько суток после прорастания проводящие пучки колеоптиля характеризуются наибольшим светопроведением (Касаткин и др., 2008).

Таким образом, с возобновлением онтогенеза растений с момента посева зерновок пшеницы между смежными метамерами побега устанавливается определённая взаимозависимость, где колеоптиль, а затем первый растущий лист обеспечивают приём информации. По мере дальнейшей дифференциации тканей листа и трансляции сигнала другим листьям, он постепенно становится основным донором ассимилятов по мере истощения запасов эндосперма. Поступающие в конус нарастания побега фотосинтетические ассимиляты из мезофилла листа обеспечивают синтез ИУК и формирование новых метамеров одновременно с ростом и развитием второго и третьего листьев.

В дальнейшем, по мере морфогенеза листьев отдельных метамеров побега, между ними устанавливается определенная последовательность в реализации их кинетических характеристик, отражающая эстафетный принцип роста и развития листьев. В частности, как показали исследования, завершение роста первого листа совпадает с ускорением роста третьего, второго – ускорением роста четвертого листа и т. д., а значения абсолютной и относительной скорости роста пластинок и влагалищ листьев постоянно изменяются (Степанов и др., 2005).

В полевых условиях площадь пластинок листьев возрастает от нижних к верхним метамерам побега пшеницы, при этом доля листьев среднего яруса, как правило, больше. В наших исследованиях, проведенных в течение 3 лет, также наблюдалась подобная закономерность (рис. 1). Однако меньшая величина площади нижних листьев вовсе не свидетельствует против их особой информационной роли, наряду с субстратной, в последующем от начала прорастания, в органогенезе метамеров побега. Ранее на это обращалось внимание некоторыми исследователями, но исключительно с позиции энергического эффекта нижних листьев на структуру урожая (Шульгин и др., 1988). В наших исследованиях при дефолиации первого листа, по результатам анализа структуры урожая, отмечено формирование популяции растений пшеницы, имеющих разное число листьев на стебле, установлено различие

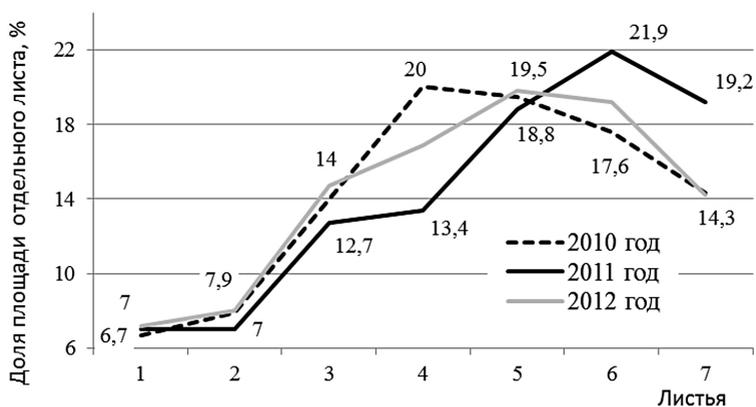


Рис. 1. Доля площади отдельных листьев яровой мягкой пшеницы Саратовская 36, % от суммарной площади листа

в развитии листьев главного побега, массы боковых побегов, элементов продуктивности колоса. Более того, при анализе развития зародыша зерновок контрольных растений и подвергнутых дефолиации (первый лист) отмечено уменьшение параметров примордиев листьев эмбрионального побега (рис. 2). Таким образом, наряду с донорной функцией первого и последующих листьев они выполняют также и сигнальную, информационную роль.

Полученные нами результаты исследования позволяют обратиться к тем научным представлениям, отражающим принципы и механизмы, которые обеспечивают функциональное единство частей тела растения. Рассматриваемые в научной литературе концепции целостности можно условно разделить на две основные парадигмы: 1) растение является организмом (Чайлахян, 1980; Полевой, 2001); 2) растение не является организмом, а представляет собой совокупность микроорганизменных экосистем, возникших путем эндо- или экзосимбиоза, надстраивающих тело растения по мере собственного размножения (Гамалей, 1997).

В рамках первой из парадигм была предложена оригинальная гипотеза В. В. Полевого (1981) об особой роли у растений доминирующих центров, контролирующих все биохимические и физиологические процессы на уровне клетки, тканей и органов. В качестве доминирующих центров предлагается рассматривать апексы побега и корня. Эффект апикального доминирования роста главного побега по отношению к боковым побегам является известным в науке фактом (Уоринг, Филлипс, 1984). Тем не менее гипотеза, в которой апикальные меристемы побега и корня выступают в качестве

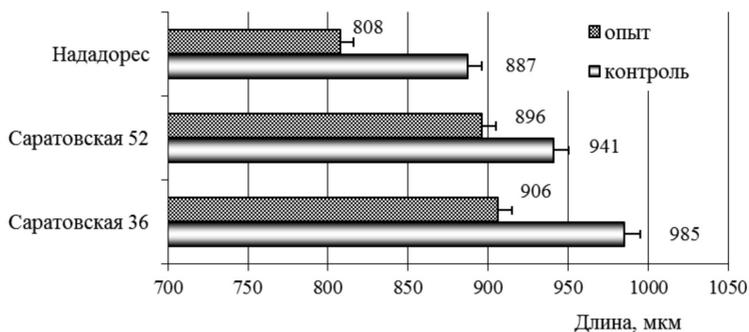


Рис. 2. Влияние удаления первого зрелого листа на развитие примордия первого зрелого листа зародыша зерновок

командных центров, не является, на наш взгляд, убедительной вследствие выполнения ими, прежде всего, морфогенной роли – пролиферации клеток, новообразования метамеров конусом нарастания побега; невозможно также представить доминирование молодых клеток в отношении клеток разной специализации. Кроме того, при наличии нескольких таких центров контроль в отношении других функций растения не будет эффективным.

Следующей из организменных концепций целостности растения является гипотеза о взаимосвязи донорно-акцепторных отношений и эндогенной регуляции фотосинтеза на уровне целого растения, где эпигенетическим процессам принадлежит ведущая роль в детерминации всех характеристик фотосинтеза. Предполагается, что информация о состоянии акцептора, его компетенции к получению и использованию ассимилятов, так называемой аттрагирующей способности, направляется от акцептора к донору в виде сигналов гормональной, электрофизиологической или иной природы (Мокроносов, 1983). Позднее, в рамках этой же концепции, было высказано предположение, что метамерные структуры, например лист и находящийся в пазухе акцептор (почка), могут представлять донорно-акцепторную единицу, где можно выделить несколько основных структурно-функциональных и регуляторных элементов: 1) акцептор; 2) донор; 3) аттрагирующий фактор; 4) транспорт ассимилятов; 5) система сигналов; 6) исполнительные механизмы эндогенной регуляции; 7) фонды ассимилятов; 8) контроль развития и старения донорного листа; 9) система функциональных связей (Мокроносов, Гавриленко, 1992).

Совершенно иная концепция относительно иерархии системы взаимосвязей от клеток до органов растения предложена О. П. Зубкус (1979). При изучении распространения электрического сигнала, потенциала действия, в побегах и корнях разных видов растений при различных внешних воздействиях ею было показано, что в зоне перехода от побега к корню, корневой шейке, наблюдается изменение характеристик распространения сигнала. Принимая во внимание работу Н. Винера (1968), ею было высказано предположение, что система регуляции проявления отдельных функций у растений имеет общие принципы с животным организмом. Обязательными компонентами системы регуляции любого организма являются шесть элементов: рецепторы, эфферентные пути проведения возбуждения, центральные регулирующие элементы, афферентные пути проведения возбуждения, исполнительные элементы (эффекторы) и элементы обратной связи между рецепторами и эффекторами (Зубкус, 1979).

На основании наших исследований можно предположить, что каждый из метамеров побега является полуавтономной системой, в которой постепенно, по мере инициации и развития элементов метамеров (узла, междоузлия, листа, почки и придаточных корней), формируются элементы системы управления – рецепторы, пути проведения возбуждения, центральные регулирующие элементы, исполнительные элементы (эффекторы) и элементы обратной связи между рецепторами и эффекторами. Степень автономности метамеров, по нашему мнению, определяется степенью зрелости компонентов системы управления. Их идентификация является предметом исследования в настоящее время. В частности, изучение последовательности развития элементов отдельных метамеров (узел → лист → междоузлие → почка → корни) позволяет предположить, что центральные регулирующие элементы расположены в узле стебля пшеницы, анатомическое изучение которого до сих пор не завершено.

В качестве тканей, по которым распространяются потенциалы действия в побеге растений, в настоящее время рассматриваются клетки флоэмы, в частности ситовидные трубки. Однако, в отличие от других тканей растения, их основная функция заключается в транспорте ассимилятов, образующихся в листьях. Наиболее предпочтительно, на наш взгляд, рассматривать в качестве проводников биопотенциалов такую ткань, как склеренхима, обладающую хорошо развитой клеточной стенкой. Укоренившееся в умах современников представление об этой ткани как чисто механической является, вероятно, ошибочным, на что ранее указывалось (Степанов, 2006, 2008).

Как показали анатомические исследования, клетки склеренхимы наблюдаются у пшеницы в бороздке и зародыше зерновки, в зоне нодальной пластинки. При изучении проводящих тканей стебля пшеницы было выявлено, что к отдельным, наиболее дифференцированным проводящим пучкам прилегают волокна склеренхимы, имеющие, как правило, хорошо развитую цитоплазму и ядро (одно или несколько). При исследовании другого объекта (*Populus nervirubens*) было также показано (Степанов, 2006), что волокна и склереиды имеют ядро, их цитоплазма дисперсна по оптической плотности, на некоторых участках к ним примыкают кристаллоносные клетки паренхимы (рис. 3).

Следует отметить, что представление о клетках склеренхимы как мертвых пассивных образованиях во взрослом состоянии разделяется не всеми исследователями (Бородин, 1938; Чернова, Горшкова, 2007). В на-

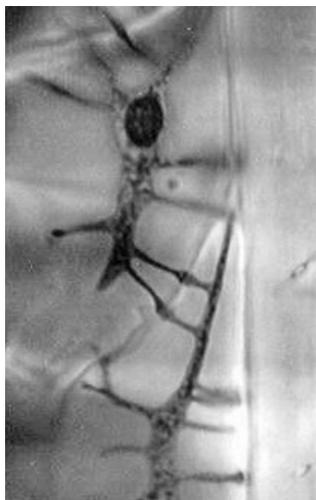


Рис. 3. Волокна склеренхимы в коровой части 6-го ствола *Populus nervirubens* Al.

стоящее время во многих работах установлено наличие живого протопласта в клетках склеренхимы. Присутствие сильных перегибов, вздутий и сужений в длинных лубяных волокнах было отмечено ещё в ранних исследованиях, однако значение этого факта до сих пор ещё не получило своего объяснения.

В цитоплазме клеток склеренхимы различных видов растений отмечено наличие одного или нескольких (более 10) ядер, вакуолей, многочисленных митохондрий с хорошо развитой системой крист и плотным матриксом, хлоропластов, часто с крахмальными зёрнами, аппарата Гольджи, рибосом, микротелец, элементов ЭПС, отдельных липидных капель (Снегирева и др., 2010). Плазмалемма в волокнах склеренхимы часто отходит от оболочки и имеет очень неправильный контур, в

периплазматическом пространстве можно наблюдать скопление пузырьков и трубочек, сходных по диаметру с микротрубочками, но искривленных. Гиалоплазма волокон склеренхимы в одних участках выглядит плотной, в других – прозрачной. В некоторых клетках склеренхимы обнаружены кристаллы, содержащие кремний или кальций (Степанов, 2006).

В итоге всё большее число фактов (морфологическое разнообразие клеток, активная цитоплазма, плазмодесмы, специфическая организация оболочек, развитие клеток) позволяет переосмыслить её роль в жизнедеятельности растения. Особый интерес представляют исследования по интрузивному росту клеток склеренхимы (Снегирева и др., 2010), позволяющие в перспективе оценить их способность к генерации и проведению биоэлектрических потенциалов.

Таким образом, на основании наших исследований и анализа литературы можно рассматривать метамерный принцип системы регуляции целостности растения как основополагающий принцип в формировании продуктивности растений на примере пшеницы. В онтогенезе пшеницы при сложившихся агроклиматических условиях происходит последовательная трансформация межметамерных отношений в виде сигналов раз-

ной природы на различных уровнях организации растения, реализуемая по завершении вегетации в структуре урожая.

Список литературы

- Беликов И. Ф.* О движении и распределении продуктов фотосинтеза у сои в период вегетации // Физиология растений. 1955. Т. 2, вып. 4. С. 354–357.
- Бородин И. П.* Курс анатомии растений. М. ; Л., 1938. 312 с.
- Винер Н.* Кибернетика, или управление и связь в животном и машине. М. : Сов. радио, 1968. 328 с.
- Гамалей Ю. В.* Надклеточная организация растений // Физиология растений. 1997. Т. 44, № 6. С. 819–846.
- Зубкус О. П.* Особенности генерации электрических импульсов растениями // Изв. Сибир. отд-ния АН СССР. Сер. Биол. науки. 1979. Вып. 5/1. С. 120–124.
- Касаткин М. Ю., Степанов С. А., Хакалова Д. А.* Сравнительный анализ спектральных характеристик тканей колеоптиля и эпикотиля // Изв. Саратов. гос. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2008. Т. 8, вып. 1. С. 46–50.
- Кузнецов В. В., Дмитриева Г. А.* Физиология растений. М. : Абрис, 2011. 783 с.
- Любименко В. Н.* Итоги и перспективы 150-летнего изучения фотосинтеза // Избранные труды : в 2 т. Киев : Изд-во АН УССР, 1963. Т. 1. С. 294–319.
- Медведев С. С.* Кальциевая сигнальная система // Физиология растений. 2005. Т. 52, № 2. С. 282–305.
- Мокроносов А. Т.* Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма // 42-е Тимирязевские чтения. М. : Наука, 1983. 64 с.
- Мокроносов А. Т., Гавриленко В. Ф.* Фотосинтез : физиолого-экологические и биохимические аспекты. М. : Изд-во МГУ, 1992. 320 с.
- Мокроносов А. Т., Холодова В. П.* Донорно-акцепторные системы и формирование семян // Физиология семян / под ред. К. Х. Каримова. Душанбе : До-ниш, 1990. С. 3–11.
- Полевой В. В.* Системы регуляции у растений // Вестн. Ленингр. ун-та. Л., 1981. № 21. С. 105–109.
- Полевой В. В.* Физиология целостности растительного организма // Физиология растений. 2001. Т. 48, № 4. С. 631–643.
- Реймерс Н. Ф.* Природопользование: словарь-справочник. М. : Мысль, 1990. 637 с.
- Романов Г. А., Медведев С. С.* Ауксины и цитокинины в развитии растений. Последние достижения в исследовании фитогормонов // Физиология растений. 2006. Т. 53, № 2. С. 309–319.
- Снегирева А. В., Агеева М. В., Аменицкий С. И., Чернова Т. Е., Эбскамн М., Горшкова Т. А.* Интрузивный рост волокон склеренхимы // Физиология растений. 2010. Т. 57, № 3. С. 361–375.

Степанов С. А. Структурные и функциональные аспекты межметамерных отношений в онтогенезе побега яровой пшеницы : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М. : Изд-во МСХА, 2001. 39 с.

Степанов С. А., Коробко В. В., Даштоян Ю. В. Трансформация межметамерных отношений в онтогенезе побега пшеницы // Изв. Саратов. гос. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2005. Т. 5, вып. 2. С. 33–36.

Степанов С. А. Склеренхима – нервная ткань растений? // Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения : сб. науч. ст. 2006. Вып. 9. С. 59–65.

Степанов С. А. Проблема целостности растения на современном этапе развития биологии // Изв. Саратов. гос. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2008. Т. 8, вып. 2. С. 50–57.

Уоринг Ф., Филлис И. Рост и дифференцировка. М. : Мир, 1984. 512 с.

Чайлахян М. Х. Целостность организма в растительном мире // Физиология растений. М., 1980. Т. 27, вып. 5. С. 917–940.

Чернова Т. Е., Горшкова Т. А. Биогенез растительных волокон // Онтогенез. 2007. Т. 38, № 4. С. 271–284.

Шульгин И. А., Щербина И. П., Панкрухина Т. В. Об энергетическом эффекте регуляции урожая нижними листьями // Биол. науки. М., 1988. № 10. С. 71–82.

Sadras V. O., Connor D. J., Whitfield D. M. Yield, yield components and source-sink relationships in water-stressed sunflower // Field Crops Res. 1993. Vol. 31. P. 27–39.

Singh B. N., Lal M. B. Investigation of the effect of age on assimilation of leaves // Ann. Bot. 1935. Vol. 49. P. 291–307.

УДК 339.13.012

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ РИЗОБАКТЕРИЙ ДЛЯ ПОВЫШЕНИЯ ЭФФЕКТИВНОСТИ ВЫРАЩИВАНИЯ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ

**М. А. Ханадеева¹, Л. Н. Злобина², Н. И. Старичкова³,
Л. П. Антониук¹**

¹ ФГБУН «Институт биохимии и физиологии растений и микроорганизмов РАН»
Саратов, пр. Энтузиастов, 13

² ГНУ «НИИ СХ Юго-Востока» РАСХН
Саратов, ул. Тулайкова, 7

³ Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
Саратов, ул. Астраханская, 83
E-mail: natstar-12@mail.ru