

АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 633.11:[581.8+581.142+581.824]+631.526.32

АНАТОМИЧЕСКАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ ЭПИКОТИЛЯ ПШЕНИЦЫ

М.Ю. Касаткин, С.А. Степанов, С.Н. Гапонов, В.В. Коробко

*Саратовский государственный университет им. Н.Г.Чернышевского
410012, Саратов, Астраханская, 83*

Эпикотиль пшеницы является корневидным междуузлем пшеницы (Кумаков, 1980а). Несмотря на небольшие линейные размеры данного органа, его роль в регуляции морфогенеза проростков пшеницы исключительно высока, так как он осуществляет перемещение главной почки побега в приповерхностный слой почвы и связывает её с зародышевой корневой системой (Добрынин, 1969).

Зародышевые корни играют важную роль в засушливых условиях, причем не только в связи с плохим развитием узловых корней. Благодаря большей глубине проникновения они имеют существенное значение в снабжении растений водой при пересыхании почвы, лучше усваивают из глубоких слоев почвы питательные вещества. На прямую связь между развитием зародышевой корневой системы и засухоустойчивостью пшеницы указывают многие исследователи (Кумаков, 1980б; Егорова, Быховцев, 1985).

Несмотря на исключительное значение эпикотиля с этих позиций, до сих пор сведения по его морфолого-анатомической организации в сортовом аспекте в доступной нам литературе отсутствуют.

Материал и методика

Исследования проводились в 2006–2007 гг. на кафедре микробиологии и физиологии растений Саратовского государственного университета им. Н.Г. Чернышевского. Объектом изучения являлись сорта и сортообразцы следующих видов пшеницы: *T. durum*, *T. aestivum*, *T. dicoccum* и *T. spelta*.

Выращивание растений в лабораторных условиях проводилось в чашках Петри и в почве с глубиной заделки семян 6,0 см. Источником света служил облучатель ЖСП-18 с лампой накаливания WLS-400 мощностью 400 Вт. Рассеянный свет достигался помещением перед источником света матового стекла. Во время опыта поддерживалась постоянная температура $23 \pm 1,5^\circ\text{C}$.

Морфометрические параметры анатомических структур на постоянных препаратах (линейные размеры и площадь) оценивались по их оцифрованным изображениям в графическом редакторе Gimp-2.2.13 для операционной системы FreeBSD 6.1. Предварительно количество точек раstra фотографии препарата, снятом при определённом разрешении, сопоставлялось с истинными размерами объект-микрометра.

Результаты и их обсуждение

Изучение морфологических и анатомических особенностей развития эпикотили показало наличие существенных различий между исследуемыми видами и сортами пшеницы. При сравнении сортов и сортообразцов видов *T. dicoccum*, *T. durum*, *T. spelta*, *T. aestivum* наблюдалось варьирование по следующим признакам эпикотили: по длине – от 11,6 до 45,5 мм, общей площади поперечного среза – от $37,47^{-2}$ до $86,26^{-2}$ мм², площади коровой части – от $21,09^{-2}$ до $47,56^{-2}$ мм², площади проводящей системы – от $12,53^{-2}$ до $44,04^{-2}$ мм², площади паренхимы – от $1,82^{-2}$ до $12,73^{-2}$ мм², по числу проводящих пучков коры – от 1,0 до 6,0 шт., по числу проводящих пучков центрального цилиндра – от 10,0 до 26,0 шт., по диаметру пучков коры – от $2,71^{-2}$ до $6,51^{-2}$ мм², по диаметру пучков центрального цилиндра – от $10,08^{-2}$ до $21,24^{-2}$ мм² (рис. 1, 2; табл. 1, 2).

Максимальная площадь поперечного среза эпикотили отмечена у сорта твердой пшеницы саратовской селекции НИК ($97,05^{-2}$ мм²), немного меньшие значения развития данного признака выявлены у сортов Золотая волна – $85,10^{-2}$ мм², Крассар – $73,91^{-2}$ мм², Саратовская 56 – $86,26^{-2}$ мм², Саратовская 52 – $71,18^{-2}$ мм² (*T. aestivum*), К 24596 – $74,57^{-2}$ мм² (*T. spelta*).

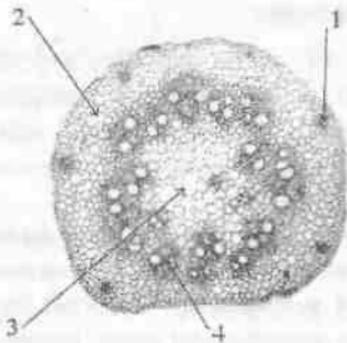


Рис. 1. Поперечный срез средней части эпикотила пшеницы сорта Крассар, $\times 80$: 1 – проводящий пучок коры; 2 – кора; 3 – паренхима центрального цилиндра; 4 – проводящий пучок центрального цилиндра

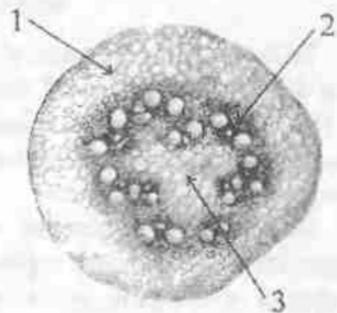


Рис. 2. Поперечный срез средней части эпикотила пшеницы сорта Омский корунд, $\times 80$: 1 – кора; 2 – проводящий пучок центрального цилиндра; 3 – паренхима центрального цилиндра

Таблица 1. Видовые и сортовые особенности развития эпикотила пшеницы

Сорта и сортообразцы	Общая площадь, $\text{мм}^2 \times 10^{-2}$	Площадь коры, $\text{мм}^2 \times 10^{-2}$	Площадь проводящей системы, $\text{мм}^2 \times 10^{-2}$	Площадь паренхимы, $\text{мм}^2 \times 10^{-2}$
1	2	3	4	5
<i>T. dicoccum</i>				
К6252	37,47 \pm 1,19	21,09 \pm 1,07	12,53 \pm 0,33	3,84 \pm 0,04
<i>T. durum</i>				
Елизаветинская	56,52 \pm 1,83	33,69 \pm 0,73*	16,97 \pm 0,52*	5,86 \pm 0,16*
Саратовская 40	44,96 \pm 1,44*	22,81 \pm 0,81*	18,62 \pm 0,44	3,52 \pm 0,11
Гордеформе 432	61,50 \pm 1,91*	32,28 \pm 0,93	24,48 \pm 0,77*	4,74 \pm 0,13*
Крассар	73,91 \pm 2,20*	33,31 \pm 0,82*	32,94 \pm 0,65*	7,67 \pm 0,18*
Золотая волна	85,10 \pm 2,34*	36,03 \pm 0,99*	44,04 \pm 0,47*	5,03 \pm 0,12*
Мелянопус 69	52,78 \pm 2,00	30,11 \pm 0,82	20,85 \pm 0,68	1,82 \pm 0,07
Безенчукский янтарь	61,12 \pm 1,75*	32,53 \pm 0,77	26,00 \pm 0,80*	2,59 \pm 0,08
Омский корунд	45,36 \pm 1,66*	27,29 \pm 0,89*	13,45 \pm 0,49*	4,62 \pm 0,07*
Зарница Алтай	58,11 \pm 1,98*	33,59 \pm 1,11*	19,93 \pm 0,56	4,59 \pm 0,08*
НИК	97,05 \pm 2,54*	47,56 \pm 1,35*	38,56 \pm 0,79*	10,93 \pm 0,23*
Среднее по виду	63,64 \pm 1,65	32,92 \pm 0,73	25,58 \pm 0,70	5,14 \pm 0,08

1	2	3	4	5
<i>T. spelta</i>				
K24596	74,57±2,33	40,79±1,54	27,13±0,96	6,65±2,09
<i>T. aestivum</i>				
Саратовская 56	86,26±2,45**	39,93±1,02**	33,60±0,65**	12,73±0,27**
Саратовская 36	66,01±1,97**	34,91±0,98**	20,89±0,54	10,21±0,22**
Саратовская 52	71,18±2,25**	41,23±1,23**	22,17±0,73	7,78±0,18
Наладорес 63	58,55±1,88	30,41±0,85**	21,35±0,55	6,79±0,12**
Лютесценс 62	57,38±1,49	26,88±0,68	22,80±0,62	7,70±0,17
Среднее по виду	64,48±2,04	33,60±0,77	22,92±0,59	7,95±0,13

Примечание. * – $p \leq 0,05$ относительно сорта Мелянопус 69; ** – $p \leq 0,05$ относительно сорта Лютесценс 62.

Таблица 2. Видовые и сортовые особенности анатомии эпикотили пшеницы

Сорта и сортообразцы	Число проводящих пучков коры	Число проводящих пучков центрального цилиндра	Диаметр проводящих пучков коры, мм ² × 10 ⁻²	Диаметр проводящих пучков центрального цилиндра, мм ² × 10 ⁻²
1	2	3	4	5
<i>T. dicoccum</i>				
K6252	1±0,1	14±0,2	2,71±0,09	10,08±0,20
<i>T. durum</i>				
Елизаветинская	1,0±0,1*	14,0±0,3*	4,94±0,21*	12,74±0,27*
Саратовская 40	3,0±0,1*	13,0±0,2*	3,78±0,18	14,41±0,33
Горденформе 432	4,0±0,1*	16,0±0,4*	4,21±0,20*	13,95±0,47*
Крассар	6,0±0,2*	19,0±0,5*	5,55±0,25*	16,74±0,53
Золотая волна	6,0±0,2*	26,0±0,7*	6,51±0,27*	21,24±0,59*
Мелянопус 69	5,0±0,1	15,0±0,5	3,53±0,19	15,67±0,44
Безенчукский янтарь	5,0±0,1*	15,0±0,5*	4,26±0,13*	17,55±0,51*
Омский корунд	2,0±0,1*	10,0±0,4*	3,27±0,12	17,84±0,49*
Зарница Алтай	4,0±0,1*	15,0±0,3*	3,76±0,10	14,77±0,38
НИК	3,0±0,1*	20,0±0,7*	3,75±0,09	14,07±0,29
Среднее по виду	3,90±0,1	16,30±0,5	4,36±0,33	15,90±0,62
<i>T. spelta</i>				
K24596	3,0±0,1	16,0±0,3	3,72±0,10	15,81±0,31

1	2	3	4	5
<i>T. aestivum</i>				
Саратовская 56	2,0±0,1**	13,0±0,3**	3,41±0,17	17,67±0,55**
Саратовская 36	1,0±0,1	10,0±0,2**	4,96±0,19**	13,05±0,28**
Саратовская 52	1,0±0,1	11,0±0,1**	4,36±0,15**	10,28±0,21**
Надалорес 63	4,0±0,1**	13,0±0,2**	4,81±0,13**	15,35±0,34**
Лютесценс 62	1,0±0,1	18,0±0,3	3,10±0,11	15,97±0,24
Среднее по виду	1,8±0,1	13,0±0,3	4,13±0,18	11,28±0,18

Примечание. * – $p < 0,05$ относительно сорта Мелянопус 69; ** – $p < 0,05$ относительно сорта Лютесценс 62.

Минимальная площадь эпикотили свойственна К6252 (*T. dicocum*), Саратовской 40, Омскому корунду (*T. durum*). По площади коры максимальные значения установлены для НИК (*T. durum*), Саратовской 52 (*T. aestivum*), К24596 (*T. spelta*). Минимальные значения коровой части эпикотили выявлены у К6252 (*T. dicocum*), Саратовской 40, Омского корунда (*T. durum*), Лютесценс 62 – *T. aestivum* (см. табл. 1).

Выявлена положительная корреляция между площадью эпикотили и площадью его коровой части для твердой ($r = 0,899$) и мягкой ($r = 0,835$) пшеницы.

Изучение соотношения площадей тканей эпикотили указывает на различный их вклад в общую площадь. Например, преобладание от общей площади эпикотили как в абсолютном, так и в относительном соотношении коры над остальными тканями отмечается у подавляющего числа сортов (рис. 3).

Площадь коровой части, проводящих тканей, паренхимы эпикотили разных сортов и сортообразцов исследуемых видов пшеницы существенно варьировала (рис. 3, 4). Наиболее развитая кора и меньше проводящие ткани эпикотили среди сортов твердой пшеницы отмечены у сортов: Омский корунд, Елизаветинская, Зарница Алтая; противоположная тенденция свойственна сортам Крассар, Золотая волна. Среди сортов мягкой пшеницы (см. рис. 4) более развитая кора свойственна Саратовской 36, Саратовской 52, но не наблюдалось лучшего представительства проводящих тканей эпикотили по сравнению с некоторыми сортами твердой пшеницы. Именно этим, наряду с генезисом проводящих тканей побега (Климашевская, Жамьянова, 1993), возможно, определяется различная корреляция между площадью первого листа и площадью эпикотили у сортов этих двух видов пшеницы.

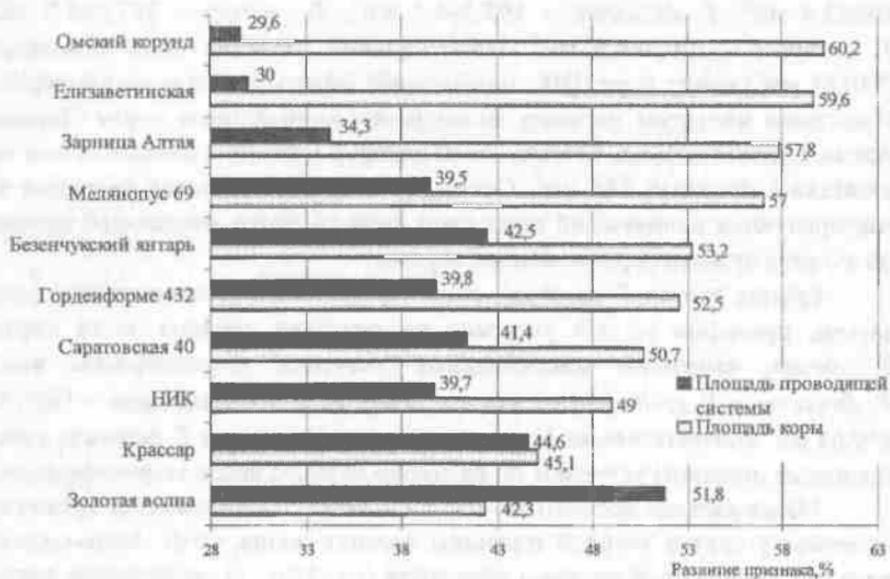


Рис. 3. Развитие коры и проводящей системы эпикотилиа *T. durum*

Для твердой пшеницы установлена положительная корреляция ($r = 0,534$) между площадью первого листа и площадью эпикотилиа; для мягкой пшеницы величина корреляции была отрицательной ($r = -0,84$). Площадь первого листа у яровой пшеницы разных видов составляла: *T. spelta* –

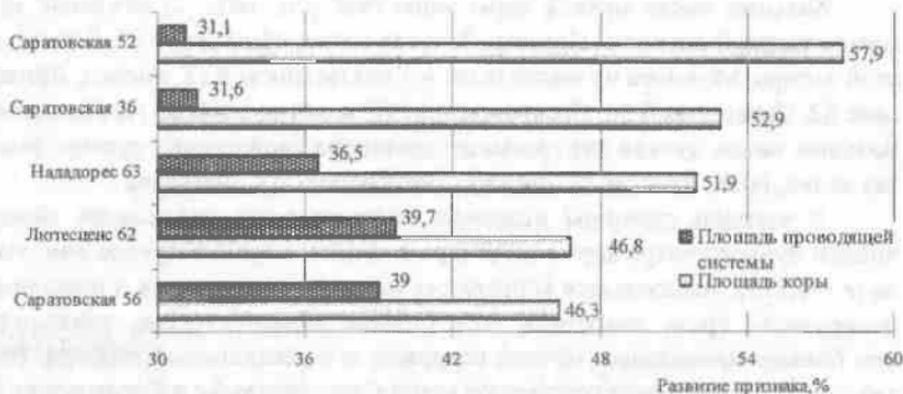


Рис. 4. Развитие коры и проводящей системы эпикотилиа *T. aestivum*

$160 \pm 3,4 \text{ мм}^2$; *T. dicoccum* – $197,2 \pm 4,1 \text{ мм}^2$; *Tr. durum* – $267,0 \pm 5,0 \text{ мм}^2$; *T. aestivum* – $259,0 \pm 4,8 \text{ мм}^2$. Максимальное значение этого показателя ($330,81 \text{ мм}^2$) имеет сорт НИК, полученный саратовскими селекционерами. Несколько меньшую площадь показывают инорайонные сорта (Зарница Алтая, Омский корунд, Безенчукский янтарь), имеющие очень близкие показатели в пределах 285 мм^2 . Остальные сорта саратовской селекции характеризуются наименьшей площадью первого листа, отстающей примерно в 2 раза от вышеперечисленных сортов.

Группа сортов *T. aestivum*, обнаруживая близкие по значению показатели, примерно на $1/3$ уступает по площади первого листа сортам *T. durum*, имеющим максимальные значения. Сортообразцы видов *T. dicoccum* и *T. spelta* имеют минимальные величины площади – $197,25$ и $159,64 \text{ мм}^2$ соответственно. При этом, как и у *T. durum* и *T. aestivum*, гексаплоидные пшеницы уступают по размерам первого листа тетраплоидным.

Максимальная абсолютная площадь проводящей системы эпикотили отмечена у сортов твердой пшеницы Золотая волна, НИК. Минимальная площадь проводящей системы эпикотили (см. табл. 1) свойственна сортам K6252 (*T. dicoccum*), Омский корунд, Елизаветинская, Саратовская 40, Зарница Алтая (*T. durum*).

По площади паренхимы центрального цилиндра эпикотили (см. табл. 1) максимальные абсолютные значения выявлены для Саратовской 56, Саратовской 36 (*T. aestivum*), НИК (*T. durum*). Установлена положительная корреляция между площадью эпикотили и площадью пучков центрального цилиндра ($r = 0,903$).

Большее число пучков коры эпикотили (см. табл. 2) отмечено для сортов твердой пшеницы Крассар, Золотая волна, Мелянопус 69, Безенчукский янтарь. Меньшее их число было у Елизаветинской (*T. durum*), Лютеценс 62, Саратовской 36, Саратовской 52 (*T. aestivum*), K6252 (*T. dicoccum*). Большее число пучков центрального цилиндра свойственно сортам Золотая волна, НИК, Крассар (*T. durum*), Лютеценс 62 (*T. aestivum*).

У твердой пшеницы выявлена положительная корреляция между числом пучков центрального цилиндра и числом коровых пучков эпикотили ($r = 0,512$). Наблюдается корреляция между числом пучков и площадью поперечного среза эпикотили: чем больше общая площадь эпикотили, тем больше проводящих пучков содержит его центральный цилиндр (см. табл. 1, 2). Исключение составляют сорта Саратовская 52 и Саратовская 56 (*T. aestivum*), имеющие при довольно крупных размерах эпикотили небольшое количество проводящих пучков центрального цилиндра.

Большему числу проводящих пучков центрального цилиндра соответствует, как правило, и большее число проводящих пучков коры (см. табл. 2).

При изучении диаметра пучков центрального цилиндра установлено, что по этому показателю максимальные значения отмечаются у сорта Золотая волна. Чуть меньшие, но близкие значения выявлены у группы сортов, включающей НИК, Омский корунд, Безенчукский янтарь, Крассар (*T. durum*), Саратовскую 56 (*T. aestivum*).

Изучение организации проводящих пучков центрального цилиндра позволило выделить несколько их типов. Нами были выявлены проводящие пучки, расположенные в два кольца — обособленные от центрального цилиндра пучки, и пучки, составляющие плотное кольцо проводящей ткани эпикотилия. Среди этих двух типов топографии проводящих пучков встречаются пучки с симметрично расположенными ярко выраженными крупными сосудами ксилемы, названные нами полными. В отличие от пучков данного типа встречаются также неполные пучки с отсутствующими сосудами ксилемы или с их неправильным расположением в пучке.

Наибольшее количество неправильных неполных пучков (13 шт.) имеет Лютесценс 62, у которого к тому же нами не найдены были полные пучки. Несколько меньшее количество неполных пучков (8 шт.) обнаружено у сортов НИК, Зарница Алтая и Крассар. Промежуточное положение по количеству неправильных неполных пучков (3–6 шт.) занимают сортообразцы: *T. spelta*, *T. dicoccum*, Саратовская 40, Мелянопус 69 (*T. durum*), Саратовская 56, Саратовская 36, Саратовская 52, Нададорес 63 (*T. aestivum*). Минимальное число неправильных неполных пучков (1 шт.) выявлено у сорта Омский корунд. Два неполных пучка найдено в эпикотилиях сорта Безенчукский янтарь. Максимальное количество полных пучков (9 шт.) представлено в эпикотиле сорта Золотая волна.

Максимальное количество внутренних пучков, как обособленных (4 шт.), так и необособленных (7 шт.) от всего центрального цилиндра, имеет сорт Золотая волна (*T. durum*). Внутренних пучков центрального цилиндра вообще не имеет только один сорт – Саратовская 36 (*T. aestivum*). Крассар и Безенчукский янтарь (*T. durum*) занимают по содержанию внутренних пучков обоих типов промежуточное положение.

Средний диаметр сосудов в пучках центрального цилиндра (см. табл. 2) имеет максимальные значения у сорта Зарница Алтая. Близкие с этим сортом значения показывают сорта: НИК, Омский корунд, Безенчук-

ский янтарь, Крассар, Саратовская 52, Горденформе 432. Минимальные значения отмечены у сортов Саратовская 40 и Саратовская 36.

По диаметру коровых пучков наибольшие значения (см. табл. 2) выявлены у сорта Золотая волна. В среднюю по этому показателю группу входят сорта: Крассар, Елизаветинская, НИК, Зарница Алтая (*T. durum*), Нададорес 63, Саратовская 36 (*T. aestivum*). Минимальные показатели данного признака имеют Омский корунд (*T. durum*), Лютесценс 62 (*T. Aestivum*) и К6252 (*T. dicocum*).

Эпикотиль, очевидно, имеет существенное значение в определении будущей продуктивности целого растения. Вариабельность исследованных параметров эпикотилия, помимо реакции на внешние условия произрастания, обуславливается и селекционным отбором растений, направленным на максимальную величину продукционного процесса. Вклад эпикотилия в общую продуктивность растения пшеницы становится особенно значительным, если морфогенез пшеницы осуществляется в условиях недостаточного увлажнения, которые накладывают ограничения на формирование и физиологическую деятельность узловых корней (Евдокимова, Кумаков, 2002). В этом случае развитие генеративной сферы побега целиком определяется состоянием зародышевой корневой системы (Ford et al., 1976; Bhullar, Jenner, 1986). Исходя из этого становится ясно, что увеличение площади проводящей системы эпикотилия должно повлиять и на состояние надземной части побега.

Таким образом, проведённые исследования показали перспективность изучения морфологии и анатомии эпикотилия для определения видовых и сортовых особенностей его развития с учетом складывающихся внешних факторов. Некоторые анатомические признаки (в частности, площадь эпикотилия, развитие коры и проводящих тканей центрального цилиндра), очевидно, могут являться маркерными для определения засухоустойчивости и продуктивности сорта в данном регионе произрастания.

Библиографический список

Добрынин Г.М. Рост и формирование хлебных и кормовых злаков. Л., 1969. 228 с.

Евдокимова О.А., Кумаков В.А. Сортовые особенности накопления и распределения сухого вещества в растениях яровой мягкой пшеницы // Сельскохозяйств. биол. 2002. № 5. С. 34–42.

Егорова С.И., Быховцев Б.Г. Формирование зародышевой корневой системы у различных сортов пшеницы в связи с анатомической структурой побегаобразующей зоны зародыша // Сельскохозяйств. биол. 1985. № 1. С. 46–49.

Климашевская Н.Ф., Жамьянова Т.Д. Становление транспортной системы растений у двух видов пшеницы (А" и А"ВД) в вегетативный период развития // Физиология растений. 1993. Т. 40, № 1. С. 46–51.

Кумаков В.А. Физиология яровой пшеницы. М., 1980а. 207 с.

Кумаков В.А. Коррелятивные отношения между органами растения в процессе формирования урожая // Физиология растений. 1980б. Т. 27. С. 975–985.

Ford M.A., Pearman I., Thorite G.N. Effects of variation in ear temperature on growth and yield of spring wheat // Annals of Applied Biology. 1976. Vol. 82. P. 317–333.

Bhullar S.S., Jenner C.F. Effects of temperature on conversion of sucrose to starch in the developing wheat endosperm // Austral. J. of Plant Physiol. 1986. Vol. 13. P. 605–615.

УДК 581.144.3

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СТРОЕНИЯ СТЕБЛЯ ПОВИЛИКИ В ОНТОГЕНЕЗЕ

В.А. Спивак, Е.В. Пронина, Н.А. Спивак*

*Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского
410012, Саратов, Астраханская, 83;
lenusik150986@rambler.ru*

** Саратовский государственный аграрный университет им. Н.И. Вавилова
410012, Саратов, Театральная пл., 1;
e-mail: botanika@sgau.ru*

Виды растений из рода *Cuscuta* L. относятся к высоко специализированным паразитирующим организмам. В процессе эволюции ими были утрачены или существенно изменены многие структурные элементы тела. Данные преобразования оказались удачны, поскольку позволили успешно завершить поиск экологической ниши, открывающей доступ к стабильному источнику воды, минеральной и органической пищи. Таким образом, переход к паразитизму цветковых растений представляется прежде всего акцией экологической (Терёхин, 1977), а физиолого-биохимические изменения следует считать адаптационным актом развития. Утрата автономии поставила повилики в прямую зависимость от жизнедеятельности растения-хозяина: его онтогенеза, количества и качества производимых веществ первичного и вторичного метаболизма, но не обезопасило от её естественных врагов: насекомых и грибов (Рудаков, 1963; Мариковский, Иванников, 1966).