

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).

Биологический, химический, агротехнический и физико-механический методы борьбы с повиликой необходимо проводить с учётом онтогенетического состояния растения и изменчивости его анатомо-морфологической организации.

В данной статье на примере двух видов повилик мы рассмотрели анатомическую организацию стебля в ювенильный, вегетативный и генеративный периоды развития.

Материал и методика

Объектами исследования служили стебли двух видов повилик: *Cuscuta campestris* Yunck. (подрод *Grammica*) и *C. lupuliformis* Krocke (подрод *Monogyna*), собранные в черте г. Саратова и в национальном парке «Хвалынский» в 2006, 2007 гг. Анатомирование проводили на базе кафедры микробиологии и физиологии растений СГУ с помощью ручного и ротационного микротомов. Объекты анатомировали по общепринятой методике (Дженсен, 1965). Фиксировали раствором ФУС, хранили в растворе этанол 96% : глицерин: вода в соотношении 1 : 1 : 1. Постоянные срезы толщиной 12–15 мкм окрашивали гематоксилином Гейденгайна, временные – толщиной 70–100 мкм при анализе на крахмал окрашивали раствором ЖК. Одревеснение клеток изучали с помощью поляризующих стёкол. Исследование и фотографирование объектов проводили с помощью микроскопа МБИ-1, оптической и цифровой фотокамер Zenit-E и Olympus F 120 6.0 megapixel.

Результаты и их обсуждение

Анатомическая организация стебля повилик в отечественной литературе представлена весьма фрагментарно и относится в основном к периоду 50–70-летней давности (Цатурян, Залян 1956). Причем базируются эти сведения на работах иностранных авторов второй половины XIX – начала XX в. Современные исследования в основном направлены на изучение механизмов паразитирования, распространения (Жук, 1997; Кутафин, Тарбаев, Уполовников и др., 2007) и не затрагивают вопросов, касающихся функциональной целесообразности изменчивости структур, видовой изменчивости в онтогенезе и др.

Проведённый нами анализ литературы относительно анатомо-морфологической организации стебля повилик позволил утвердиться в том, что данный показатель может быть использован в качестве надёжного ви-

дового признака вегетирующей повилики до образования на ней цветов. Ни в одном из известных нам источников не рассматриваются структурные изменения в стебле растения-паразита на протяжении его онтогенеза.

Жизненный цикл семенного растения состоит из возрастных переходов: ювенильного, зрелости и старения с последующим отмиранием (Куперман и др., 1982). Из всех органов в онтогенезе повилики лишь стебель сохраняется в функционально активном состоянии как первичная, организующая и связующая система. Прежде всего, находясь в прорастающем семени, он выполняет роль поглощающего и запасающего органа. При этом тканевые структуры стебля проростка имеют особую в данный период времени анатомическую организацию. На продольном срезе стебля *S. campestris* все клетки имеют паренхимную форму за исключением клеток проводящего пучка, обладающих прозенхимной формой (Спивак и др., 2006).

Стебель трёхсуточного проростка *S. campestris* (рис. 1) на поперечном срезе состоит из четырёх чётко выраженных типов тканей: однослойного эпидермиса, недифференцированной проводящей ткани в виде концентрического пучка, окружённого перициклом, за которым следуют клетки основной паренхимы, расположенной между перициклом и эпидермисом. Клетки эпидермиса и паренхимы отличаются от проводящих большими размерами. Клетки покровной ткани имели крупные вакуоли, а клетки паренхимы – крахмальные зёрна. Отношение площади ядра к площади цитоплазмы в клетках эпидермиса составляло от 1:6 до 1:8, тогда как в клетках проводящего пучка – 1:2. Клетки перицикла значительно меньше по размеру, чем клетки основной паренхимы. Они отличались от клеток проводящего пучка округлой формой клеточных стенок.

Стебель повилики до начала паразитирования растёт за счёт запасных веществ, в частности, крахмала, содержащегося в клетках основной паренхимы проростка. В поиске растения-хозяина побег повилики увеличивается в длину на 10–15 см и более, уменьшаясь в 2–3 раза в диаметре. Прирост стебля в длину достигается путём растяжения клеток и сопровождается изменением их формы с паренхимной на прозенхимную.

С переходом к паразитическому образу жизни диаметр стебля повилики увеличивается не только за счет размеров клеток, количества клеточных слоёв в тканях, но и за счет возникновения новых тканевых структур (рис. 2). Исключение составляют клетки эпидермиса, которые уменьшились в размерах, но число их возросло на 50% относительно проростка. Клетки основной паренхимы уплотняются, сокращая до минимума меж-

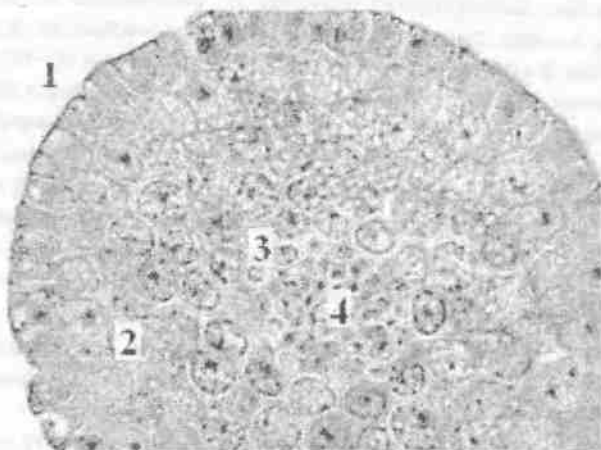


Рис. 1. Поперечный срез стебля проростка *C. campestris* (постоянный препарат): 1 – эпидермис; 2 – основная паренхима; 3 – перицикл; 4 – клетки проводящего пучка

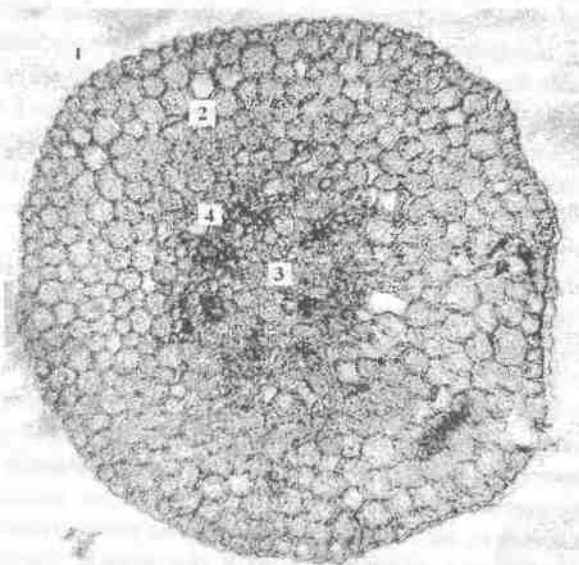


Рис. 2. Поперечный срез стебля вегетирующей *C. campestris* (временный препарат): 1 – эпидермис; 2 – основная паренхима; 3 – сердцевинная паренхима; 4 – коллатеральный пучок

клеточное пространство и увеличивая число рядов с пяти у проростка до семи у вегетирующего растения. В стебле вегетирующей повилики получает развитие центральный цилиндр. Проводящая ткань в нём представлена шестью чётко выраженными коллатеральными пучками, между которыми располагается лучевая паренхима. Первичная ксилема проводящих пучков контактирует с крупными, но немногочисленными клетками сердцевинной паренхимы. Все клетки стебля в данный период развития загружены крахмальными зёрнами, исключая проводящие пучки. Крахмальные зёрна паразитирующего растения в большинстве своём имеют правильную круглую форму и, как правило, однотипны по размеру.

Период цветения и плодоношения у повилики сильно растянут и в значительной степени зависит от состояния растения-хозяина. С наступлением фазы цветения начинается отток пластических веществ из крахмалоносных клеток стебля в соцветия. Этот процесс происходит почти до полного исчезновения запасного крахмала из клеток и сопровождается неравноценным одревеснением клеточных стенок тканей стебля (рис. 3).

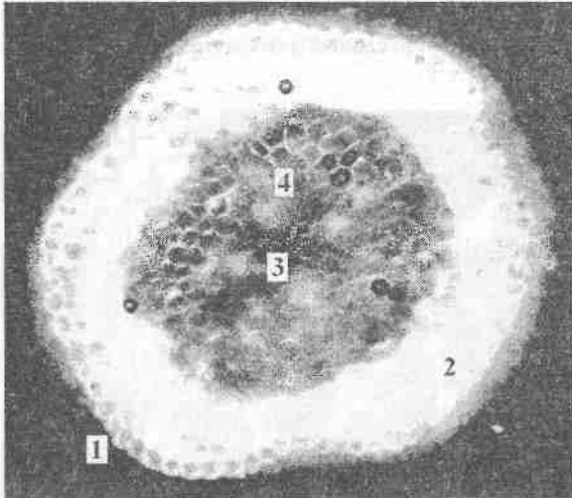


Рис. 3. Поперечный срез стебля плодоносящей *C. campestris* (временный препарат): 1—эпидермис; 2—основная паренхима коры; 3 — сердцевинная паренхима; 4 — ксилема проводящего пучка

Полностью крахмал отсутствовал в паренхимных клетках центрального цилиндра. За исключением стенок ксилемных сосудов все остальные клеточные стенки, составляющие центральный цилиндр тканей, слабо одревесневают. Очень сильное одревеснение клеточных стенок происходит в коровой части стебля. При этом в клетках коровой паренхимы встречаются немногочисленные группы мелких крахмальных зёрен, которые ещё могут быть использованы в дальнейшем.

К особенностям строения стебля проростка *C. lupuliformis* следует отнести факт наличия чётко выраженной проводящей системы в центральном цилиндре и обособление клеток сердцевинной паренхимы, выделяющихся наличием в них крахмальных зёрен.

Переход на паразитический образ жизни *C. lupuliformis* сопровождается дальнейшей дифференциацией тканей стебля (рис. 4). Прежде всего значительное развитие получили ткани центрального цилиндра. В отличие от *C. campestris* данный вид формирует сердцевинную паренхиму, состоящую из двух типов клеток: крупноклеточную и мелкоклеточную, расположенную по периферии сердцевины. Клетки сердцевины на данном этапе развития растения выполняют роль запасной ткани. Клетки в ней расположены рыхло, образуя значительные межклетники, а клеточная стенка име-

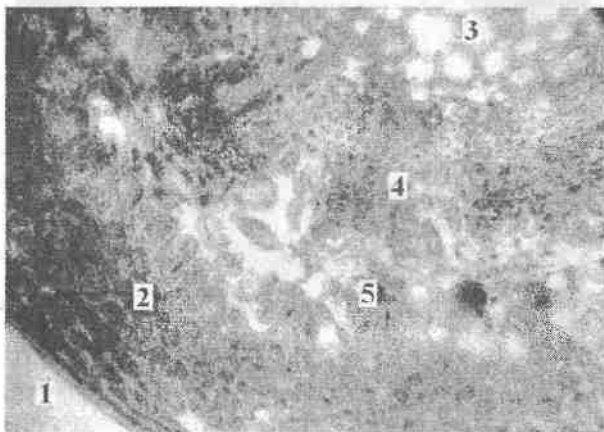


Рис. 4. Поперечный срез стебля вегетирующей *C. lupuliformis* (временный препарат): 1 – эпидермис; 2 – основная паренхима; 3 – сердцевинная паренхима; 4 – ксилема проводящего пучка; 5 – склеренхимные волокна во флоэме коллатерального пучка

ет первичное строение. Проводящая система мощно развита и состоит из 12 проводящих пучков коллатерального типа, имеющих в первичной флоэме склеренхимные волокна, количество которых в пучках не постоянно и может составлять 1–4 штуки или отсутствовать. Первичная ксилема одревесневает вместе с граничащей с ней лучевой паренхимой и образует склеренхимное кольцо. Лучевая паренхима на уровне вторичной ксилемы достигает больших размеров, имеет первичные клеточные стенки и содержит большое количество крахмальных зёрен. В коровой части выделяются два слоя крахмалоносной паренхимы: мелкоклеточной, прилегающей к эпидермису, и крупноклеточной, граничащей с флоэмой проводящего пучка.

Максимальной дифференциации достигают клетки и ткани стебля повилики в генеративный период развития (рис. 5). Так, в сердцевинной паренхиме с исчезновением крахмала наблюдается одревеснение клеточных стенок и изменение формы клеток, из округлых они становились гранёными, усиливая таким образом прочность стебля (Эсау, 1969). В процессе разрастания проводящих пучков произошло сдавливание крупных па-

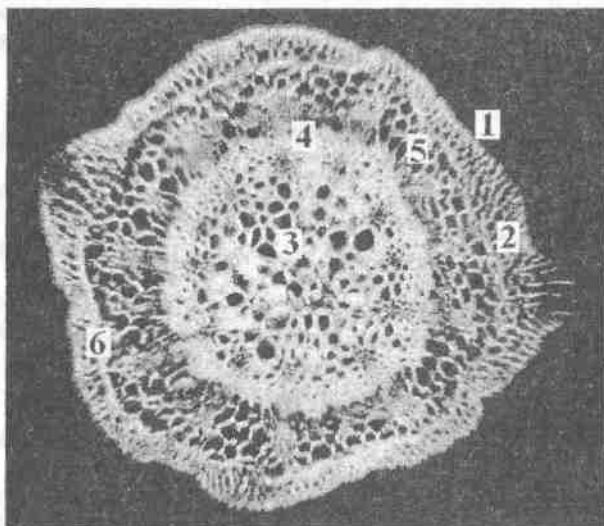


Рис. 5. Поперечный срез стебля плодоносящей *C. lupuliformis* (временный препарат): 1 – эпидермис; 2 – уголковая колленхима; 3 – сердцевинная паренхима; 4 – коллатеральный проводящий пучок; 5 – межпучковая лучевая паренхима, 6 – сдавленный слой крахмалоносных клеток

ренхимных клеток коровой зоны, а из прилегающих к эпидермису паренхимных клеток образовалась уголковая колленхима. Клетки лучевой паренхимы ещё больше увеличивались в размере, крахмал в них встречался в виде мелких единичных зёрен, а клеточные стенки одревесневали.

Таким образом, на основании проведённых исследований анатомической организации стебля двух видов повилик можно заключить, что, изменяясь в онтогенезе, стебли сохраняют видовые особенности структурной организации составляющих её компонентов и могут быть использованы в качестве таксономических признаков растения, когда другие показатели видовой принадлежности отсутствуют.

Выводы

1. Видовые различия в анатомическом строении стебля исследованных повилик обнаруживаются на стадии развития проростка.

2. Происходящие в организации стебля повилики структурные изменения являются отражением функционального состояния её проводящей системы.

3. Одревеснение клеток коры и сердцевинной паренхимы следует считать показателями снижения физиологических функций и старением стебля повилики.

Библиографический список

- Дженсен У. Ботаническая гистохимия. М., 1965. 377 с.
- Жук А.В. Морфогенез и происхождение гаусторий у видов рода *Cuscuta* (*Cuscutaceae*) // Бот. журн. 1997. Т. 82, № 5. С. 1–14.
- Куперман Ф.М., Ржанова Е.И., Мурашов В.В. и др. Биология развития культурных растений. М., 1982. 343 с.
- Кутафин А.И., Тарбаев Ю.А., Уполовников Д.А. и др. Современное карантинное фитосанитарное состояние хозяйств Саратовской области // Вестн. Саратов. госагроун-та им. Н.И. Вавилова. 2007. № 6. С. 19–22.
- Мариковский П., Иванников А. Естественные враги повилики в Казахстане // Защита растений. 1966. № 4. С. 27–28.
- Рудаков О.Л. Первые результаты биологической борьбы с повиликой // Защита растений от вредителей и болезней. 1963. № 8. С. 25–26.
- Спивак В.А., Сафонова Е.Г., Спивак Н.А. Структурные изменения зародыша повилики в период прорастания семян // Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения. 2006. Вып. 9. С. 50–55.
- Терехин Э.С. Происхождение и эволюция основных типов и форм паразитизма цветковых растений // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 6. С. 777–784.
- Цатурян Т.Г., Залян Р.А. Особенности анатомического строения стебля кавказских повилик // Ереванский госуниверситет: Науч. тр. 1956. Т. 54. С. 80–93.
- Эсау К. Анатомия растений. М., 1969. 564 с.