

(Добрынин, 1969), эта структура первой дифференцируется в процессе закладки колеоптиля и таким образом способна воспринимать свет уже на самых ранних этапах развития. Форма и размеры верхушки практически не изменяются в процессе роста.

Изучение фоточувствительности различных зон колеоптиля показывает, что наибольшей чувствительностью к свету обладает верхняя часть верхушки протяжённостью 100 мкм (Lange, 1927). В этот участок, по нашим расчетам, свет входит с минимальными потерями на отражение от поверхности раздела фаз и практически все преломленные лучи испытывают полное внутреннее отражение, т.е. могут проводиться по тканям колеоптиля. В ниже расположенной зоне колеоптиля длиной 1 мм отмечено резкое уменьшение чувствительности к свету, с сохранением данной тенденции к основанию колеоптиля.

В итоге, регуляция ростовой активности эпикотилия и, соответственно, положение узла кущения в почве на определенном расстоянии от поверхности осуществляется светом, фокусируемом в апексе колеоптиля и распространяющегося в дальнейшем преимущественно по проводящим тканям. Интенсивность светового потока, очевидно, регулирует растяжение тканей эпикотилия, что является предметом дальнейших исследований.

### *Литература*

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

Степанов С.А., Коробко В.В., Касаткин М.Ю. Рост и развитие эпикотилия яровой пшеницы //Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета. - Саратов: Изд-во «Научная книга», 2005, вып. 4, с. 238-243.

Ландсберг Г.С. Оптика. М.: Наука, 1976. 926 с.

Смирнов Б.М. Заложение узла кущения у пшеницы, ячменя и овса //Соц. зерн. хоз-во. 1939. №6. С. 142-155.

Шахов А.А. Фотоэнергетика растений и урожай. М.: Наука, 1993. 411с.

Lange S. Die Verteilung der Lichtempfindlichkeit in der Spitze der Hafercoleoptile //Jahrb. f. Wiss. Bot. 1927. 67. S. 1-51.

Seyfried M., Fukshansky L. Light gradient in plant tissue //Appl. optics. 1983. Vol. 22, N9. P. 1402-1408.

УДК 633.11: 581.8

### МЕТАМЕРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ПРОВОДЯЩИХ ТКАНЕЙ ПЛАСТИНКИ ЛИСТЬЕВ ПШЕНИЦЫ

С.А. Степанов, Ю.В. Даштоян, Д.А. Хакалова

*Саратовский государственный университет им. Н.Г.Чернышевского 410080 Саратов,  
ул.Астраханская 83, e-mail:stepanovsa@info.sgu.ru*

Особенностью злаковых растений является хорошо выраженная метамерность их строения, определяемая деятельностью конуса нарастания побега.

Различие метамеров проявляется структурно в развитии их элементов, а также функционально в реализации отдельных физиологических процессов. В онтогенезе растения происходит непрерывная коррекция взаимоотношений метамеров, где проводящие ткани выступают в качестве интегральных путей, обеспечивающих оптимальный их уровень при складывающихся внешних условиях (Мокронос, 1983; Степанов и др., 2005). Данное свойство проводящих тканей основывается на их способности транспортировать органические и неорганические вещества, распространять потенциалы действия (Опритов, 1978) и, возможно, служить, при наличии сопутствующих клеток склеренхимы, в качестве проводника света (Karabourniotis et al., 1994). Проводящие ткани пластинки листьев пшеницы, как правило, находятся в комплексе с волокнами склеренхимы, что с учетом различных, рассматриваемых функций склеренхимы (Степанов, 1992, 2006), представляет интерес для исследователя.

### **Материал и методика**

Для анатомических исследований пластинки листьев мягкой яровой пшеницы Саратовской 36 фиксировались в слабом растворе Навашина по М.Н.Прозиной (1960). Срезы готовились по общепринятой методике и окрашивались гематоксилином Гейденгайна и альциановым синим (Дженсен, 1965). Толщина срезов 10-15 мкм. Для изучения особенностей развития (длина и ширина) клеток проводящих пучков осуществляли мацерацию объектов в смеси соляной (1%) и хромовой (5%) кислот в течении 0,5-1 часа при нагревании на водяной бане, число клеток = 50-70 шт.

### **Результаты и обсуждение**

Проводящая система пластинок листьев пшеницы представлена, по нашим наблюдениям, большими проводящими пучками, которые смыкались с поверхностью пластинки посредством хорошо выраженных склеренхимных тяжей сверху и снизу от проводящего пучка. Второй тип проводящего пучка - также крупный проводящий пучок, с хорошо выраженной флоэмой и ксилемой, имеющий склеренхимный тяж только с одной стороны от пучка. Между большими проводящими пучками располагаются мелкие пучки с менее выраженной ксилемой. Отмечены поперечные проводящие пучки, представленные флоэмными или ксилемными клетками, в том числе короткими, неправильной формы трахеальными элементами ксилемы. Ранее факт наличия поперечных проводящих пучков в пластинках листьев злаковых растений, в том числе и пшеницы, описан некоторыми, в основном зарубежными исследователями (Kuo, O'Brien, Zee, 1972).

Для больших проводящих пучков характерно наличие обкладки из клеток с утолщениями, обращенными к флоэме и ксилеме. Мелкие проводящие пучки такой обкладки не имеют.

Вторая обкладка пучка была представлена на поперечных срезах листьев клетками больших размеров, удлиненными (на продольных срезах) и имеющими

хлоропласты. Такая обкладка наблюдалась и вокруг мелких пучков, но не у всех из них. Клетки обкладки проводящих пучков отличались по длине - от коротких до очень длинных. Вариабельность длины клеток обкладки пучков наблюдается как в пределах одной листовой пластинки, так и между листьями 1-7 метамеров побега пшеницы Саратовская 36. Обращает на себя внимание следующее - клетки обкладки проводящих пучков пластинок листьев нижних (первый - третий листья) и средних (четвертый - пятый листья) метамеров побега пшеницы длиннее аналогичных клеток листьев верхних метамеров побега (шестой, седьмой листья). Из них самыми длинными являются клетки обкладки пучков пластинки 5 листа, средняя длина которых  $186,7 \pm 3,4$  мкм (рис. 1). Ширина клеток обкладки проводящих пучков пластинок листьев варьировала от  $24,2 \pm 0,1$  мкм у седьмого листа до  $30,0 \pm 0,3$  мкм у шестого листа. Наиболее часто наблюдаемыми типами сосудов ксилемы являются кольчатые и спиральные. Их диаметр невелик, составляя от  $19,0 \pm 0,2$  мкм у 3 листа до  $30,0 \pm 0,4$  мкм у 2 листа.

С первого по седьмой лист происходит существенное увеличение числа проводящих пучков, в пластинках пятого - седьмого листьев их число возрастает в средней части пластинки почти в три раза. При этом выявлена вариабельность их числа в нижней, средней и верхней частях пластинок листьев. Максимальное число проводящих пучков формируется в средней части листовой пластинки (табл.).

Ранее было установлено (Patrick, 1972), что образование дополнительных боковых проводящих пучков происходит в средней части примордия, откуда они дифференцируются затем в акро- и базипетальном направлениях. В примордиях листьев зародыша зерновки яровой пшеницы меньшее число пучков также отмечено в нижней части (Степанов, Даштоян, 2004).

В пластинках листьев разных метамеров побега формируется разное число больших пучков с примыкающими волокнами склеренхимы. Одинаковое их число, равное 3 шт., наблюдалось в первом - третьем листьях, увеличивается - в четвертом и пятом листьях (соответственно до 5 и 7 шт.), у верхних, шестого и седьмого листьев их число максимально - соответственно 11 и 17 шт. (табл.).

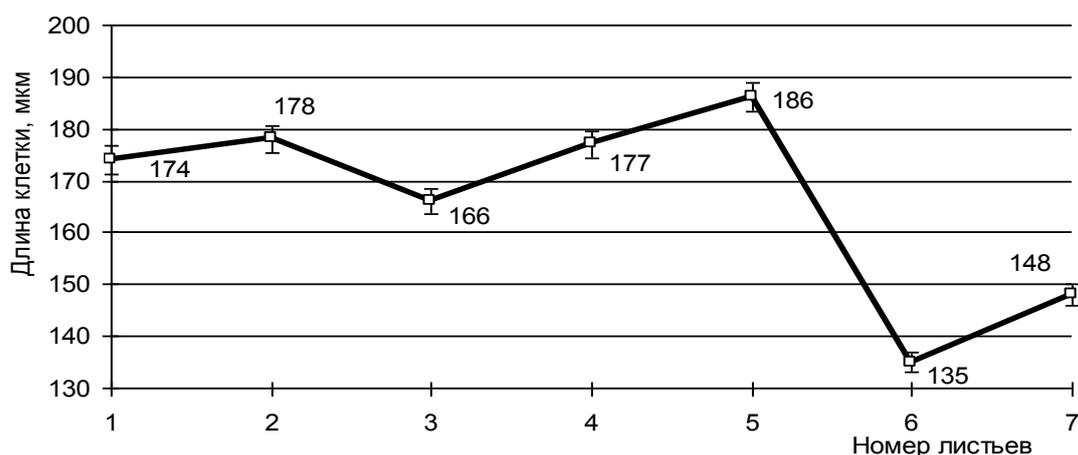


Рис. 1. Развитие клеток обкладки проводящего пучка пластинок листьев Саратовской 36

Таблица. Развитие проводящих пучков пластинки листьев яровой пшеницы Саратовская 36

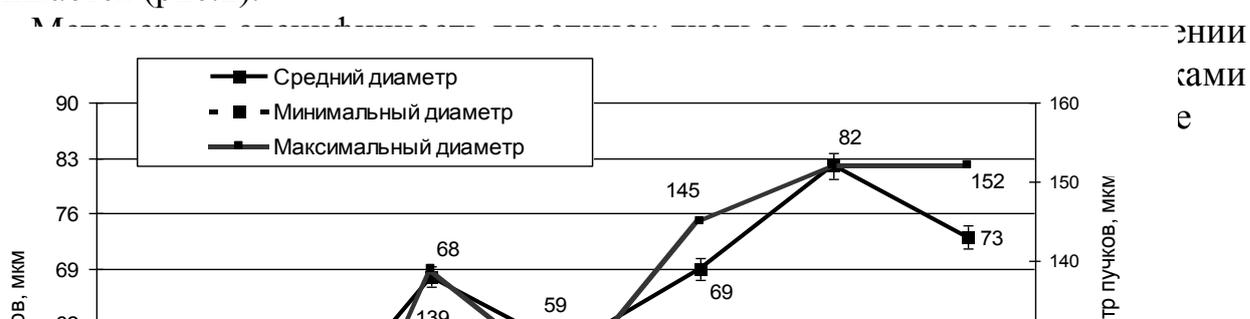
Номер листа	Количество проводящих пучков пластинки листа (шт.)			Число пучков с волокнами склеренхимы
	В верхней части	В средней части	В нижней части	
1	11,8±0,1	13,2±0,1	12,7±0,2	3
2	13,5±0,1*	14,0±0,2*♦	12,9±0,1	3
3	15,4±0,1*♦	16,8±0,2*♦	16,9±0,1*♦	3
4	13,6±0,2*♦	20,5±0,3*♦	18,9±0,1*♦	5
5	16,5±0,2*♦	36,7±0,4*♦	28,0±0,2*♦	7
6	25,4±0,3*♦	36,8±0,4*	30,9±0,2*♦	11
7	26,3±0,1*♦	40,4±0,4*♦	34,4±0,3*♦	17

Примечание: \* -  $P \leq 0,05$  относительно первого листа

♦ -  $P \leq 0,05$  относительно предыдущего листа

Ранее отмечалось (Степанов и др., 2001), что завершение роста первого листа совпадает по времени с ускорением роста третьего листа, второго листа - ускорением роста четвертого листа и т.д., что можно определить как эстафетный принцип роста листьев; в основе принципа, наиболее вероятно, лежит специфика развития проводящих тканей. В частности, анатомические исследования показали (Patrick, 1972), что проводящая система одного из листьев, например, первого листа непосредственно “входит” в аналогичную систему второго и третьего листьев, тогда как объединение с другими листьями происходит при участии особого типа проводящих пучков узлов побега пшеницы, т.е. опосредованно. Открытие уникальных оптических свойств склеренхимы (Karabourniotis et al., 1994) позволяет предположить, что одним из механизмов эстафетного принципа роста листьев является степень дифференциации волокон склеренхимы, присутствующих в некоторых проводящих пучках (табл.).

Средний диаметр пучков варьирует от 48 мкм (второй лист) до 82 мкм (шестой лист), отмечено некоторое уменьшение диаметра пучков: от первого к второму листу (от 54 мкм до 48 мкм), от третьего к четвертому листу (от 69 мкм до 59 мкм), от шестого к седьмому листу - от 82 мкм до 73 мкм. Минимальный диаметр пучков характерен для первого и второго листьев; в последующих листьях даже небольшие пучки имеют больший диаметр - у шестого листа до 50 мкм. Для нижних листьев, первого и второго, свойственен небольшой максимальной диаметр даже для крупных пучков - соответственно 99 мкм и 102 мкм; у третьего листа крупные пучки имели диаметр до 139 мкм, однако, наибольший диаметр пучков отмечен для пятого - седьмого листьев - от 145 мкм до 152 мкм. Таким образом, начиная с третьего листа, вариабельность пучков по их диаметрам - от минимального до максимального - существенно увеличивается (рис.2).



- в пластинке шестого и седьмого листьев - соответственно 142 и 138 мкм. От первого к второму листу, от третьего к четвертому листу расстояние между пучками уменьшается, возрастая затем у пятого листа; в последующих, шестом и седьмом листьях, оно устойчиво уменьшается. Следует отметить, что расстояние между пучками не является константным признаком при его оценке вдоль поперечной оси пластинки. Наибольшая вариабельность расстояния между пучками характерна для второго, пятого и седьмого листьев, в частности: для второго листа - от 69 мкм до 188 мкм, для пятого листа - от 69 мкм до 234 мкм, для седьмого листа - от 50 мкм до 191 мкм.

Таким образом, метамерные особенности развития проводящих тканей пластинки листьев пшеницы проявляются в количестве проводящих пучков, наличию обкладки и волокон склеренхимы, диаметре пучков и расстоянию между ними.

### *Литература*

Мокроносов А.Т. Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма //42-е Тимирязевские чтения. М.: Наука, 1983. 64 с.

Степанов С.А., Коробко В.В., Даштоян Ю.В. Трансформация межметамерных отношений в онтогенезе побега пшеницы //Известия СГУ. Серия Химия, биология, экология. Вып.2. 2005. Т.5. С.33-36.

Опритов В.А. Распространяющееся возбуждение и транспорт ассимилятов по флоэме //Физиология растений. М., 1978. Т.25. Вып. 5. С. 1042-1054.

Karabourniotis G., Papastergiou N., Kabanopoulou E., Fasseas C.I. Foliar sclereids of *Olea europaea* may function as optical fibers //Canadian Journal of Botany. 1994. Vol.72. P. 330-336.

Степанов С.А. Склеренхима //Саратовский госуниверситет. Саратов, 1992. 67 с. Деп. в ВИНТИ 6.05.92., № 1520-В92.

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

Прозина М.Н. Ботаническая микротехника. М.: Высшая школа, 1960. 254 с.

Дженсен У. Ботаническая гистохимия. М.: Мир, 1965. 377 с.

Kuo J., O'Brien T.P., Zee S.-Y. The transverse veins of the wheat leaf //Austral. J. Bot. 1972. Vol. 25. N4. P. 721-737.

Patrick J.W. Vascular system of the stem of the wheat plant. 2. Development // Austral. J.Bot. 1972. Vol. 20. N1. P. 65-78.

Степанов С.А., Даштоян Ю.В. Качественные аспекты анатомо-морфологической организации зародыша зерновки яровой пшеницы //Бюллетень Бот. сада СГУ. Вып.3. Саратов: «Научная книга», 2004 г. С.149-158.

Степанов С.А., Коробко В.В., Щеглова Е.К. Метамерные особенности роста и развития листьев пшеницы //Вестник Башкирского университета. Уфа: Изд-во БГУ, 2001. № 2(1). С. 162-163.