

РОСТ И РАЗВИТИЕ ЭПИКОТИЛЯ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ

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

Саратовский государственный университет им. Н.Г.Чернышевского, г. Саратов

Эпикотилем (от греч. *эпи* - над, *котиледон* - семядоля) называют междоузлие, расположенное между узлом колеоптиле и узлом первого листа. Во время периода покоя зерновки эпикотиль состоит из меристематической ткани; в процессе всхода, благодаря интеркалярному росту именно этого междоузлия, главная почка зародыша выносится к поверхности почвы (Добрынин, 1969).

По данным А.И. Митрополенко (1984) растяжение эпикотилия у озимой пшеницы начинается с момента разворачивания первого листа, а максимальный рост - в фазу формирования второго листа побега. Представления о моменте завершения роста эпикотилия, фазе развития растений в это время, характеризуются противоречивостью. Многие исследователи, не указывая конкретно время возобновления роста эпикотилия с момента посева зерновок пшеницы, отмечают, что прекращение выноса почки в приповерхностный слой почвы происходит: а) в фазе всходов (Добрынин, 1969); б) до выхода первого листа на поверхность почвы (Федоров, 1980); в) при образовании 3-4 листа (Посаговский, 1965); г) как только кончик колеоптиля приблизится к поверхности почвы (Митрополенко, 1984). При этом предполагается (Кумаков, 1980), что гормональный сигнал от вышедшего на поверхность колеоптиле обуславливает прекращение роста эпикотилия.

Особенности анатомической организации эпикотилия, качественные изменения, происходящие в процессе роста в изученной нами литературе, за редким исключением (Якубцинер, 1970), не рассматривались. Отмечают только (Добрынин, 1969; Кумаков, 1980), что эпикотиль имеет иное, чем междоузлия соломины или зародышевый корень, анатомическое строение. В частности, анатомическая организация эпикотилия имеет сходство с выше расположенными междоузлиями побега, но проводящие пучки в нем менее отчетливо выражены (Якубцинер, 1970).

В данной работе были изучены некоторые закономерности роста эпикотилия на разных стадиях развития проростка пшеницы, а также определены особенности его анатомической организации.

Материал и методика

Объектом исследования являлись сорта яровой пшеницы: Саратовская 36, Саратовская 52 и Нададорес. Определение состояния конуса нарастания и динамики роста колеоптиля, эпикотилия и листьев проводили на группе из 20 растений, взятых через день с момента посева до прекращения их линейного роста (Коробко и др., 2002). Анатомическое изучение строения эпикотилия проводили по методике, описанной ранее (Степанов и др., 2001).

Результаты и обсуждение

Как показали проведенные исследования, существует определенная сопряженность в росте эпикотилия и пластохронных, онтогенетических изменений конуса нарастания побега пшеницы. В частности, для Нададорес это проявлялось в том, что на момент 4-5 пластохрона конуса нарастания побега (8-12 день от начала прорастания зародыша зерновки) длина эпикотилия составляла 8,5-12,7% от его предельной, конечной длины. Нахождение конуса нарастания в 6,7 пластохроне (14-16 день от начала прорастания) соответствовало 54,7-78,7% предельной длины эпикотилия. На момент завершения роста эпикотилия, на 20 день в условиях года изучения, конус нарастания завершал формирование вегетативных метамеров побега и вступал в префлоральный этап флорального периода органогенеза, что прослеживалось преимущественно в вытягивании конуса нарастания побега пшеницы.

Нами отмечен факт сортовой специфичности сопряженности роста эпикотилия с состоянием конуса нарастания побега. В частности, у Саратовской 52 на 8 день от посева зерновок длина эпикотилия составляла 4,6% от его конечной длины, что было меньше относительно Саратовской 36 и Нададорес. На 10 день (5 пластохрон), 12 день (6 пластохрон), 14 день (6,7 пластохроны), 16 день (7,8 пластохроны) длина эпикотилия была существенно больше по сравнению с другими исследуемыми сортами – Саратовской 36 и Нададорес. В отличие от Нададорес, на 18 день (7, 8 пластохроны) эпикотиль у Саратовской 36 и Саратовской 52 достигал своей предельной длины.

Наряду с сопряженностью пластохронных и онтогенетических изменений конуса нарастания и эпикотилия наблюдается сопряженность в фенофазном состоянии проростков и роста эпикотилия пшеницы с проявлением сортовой специфичности.

Абсолютная длина эпикотилия в одноименные сроки взятия проб (с 8 по 20 день) была как правило различной у исследуемых нами сортов. Наиболее быстро рос эпикотиль Саратовской 52, что отмечалось на 10, 12, 14 и 16 день роста. Тем не менее, наибольшая длина эпикотилия по завершении его роста отмечена у Саратовской 36, меньшая – Нададорес. Наибольшее значение абсолютной скорости роста (4,65 мм/день) отмечено у Саратовской 52, меньшее – у Нададорес (2,95 мм/день). Одновременно с ростом эпикотилия в длину осуществлялся его рост в ширину за счет увеличения размеров представленных в нем клеток, их дифференциации, прежде всего в проводящих пучках эпикотилия. В частности, на 10 день с момента посева диаметр эпикотилия Саратовской 36 составлял 863 мкм, на 26 день – 1012 мкм. Наблюдается сортоспецифичность роста эпикотилия в ширину.

Следует предположить, что выявленные нами различия сортов по динамике, скорости роста эпикотилия есть проявление связей, существующих между отдельными метамерами побега и зародышевой корневой системой. В основе этих связей лежит развитие проводящей системы побега и зародышевых корней проростков пшеницы.

Учитывая, что росту эпикотилия предшествует рост coleoptily и листьев проростка пшеницы, то представляло интерес проследить закономерности их

сопряженного роста, сопоставляя полученные нами данные с фактами, представленными в литературе (Добрынин, 1969; Митрополенко, 1984; Кумаков, 1980).

Как показали наши исследования, ускорение роста эпикотилия происходит в момент завершения роста coleoptилия; в это же время быстро растет пластинка первого листа и вслед за ней пластинка второго листа (на 8-10 день с момента посева). Характерно при этом, что пластинка третьего листа в это время только начинает ускоренно разворачиваться, достигая на этот момент величины 700-900 мкм (рис.1). Для каждого из исследуемых нами сортов яровой пшеницы в это время наблюдалось различие по длине coleoptилия, пластинки и влагалища первого и второго листьев.

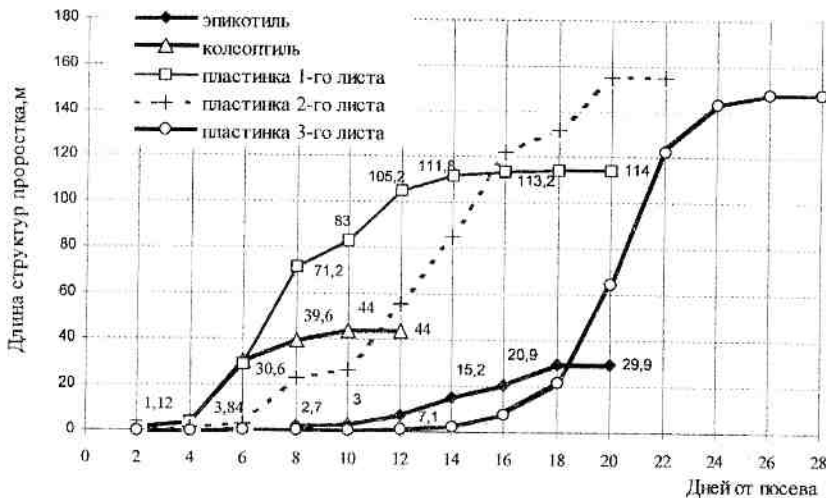


Рис.1. Рост coleoptилия, эпикотилия и 1-3 листьев проростка Саратовской 36, 1999 г.

Для Саратовской 36 максимальные значения скорости роста coleoptилия отмечались на 6 день от посева семян, а снижение скорости роста совпадало с ускорением роста эпикотилия. Установлено различие сортов по абсолютной скорости роста coleoptилия: большие максимальные значения наблюдались у Саратовской 36 и Нададорес – 13, 38 мм/день, меньшие – у Саратовской 52 (10,32 мм/день).

Снижение абсолютной скорости роста coleoptилия на 8 день у Саратовской 36 и Нададорес происходило на фоне увеличения абсолютной скорости роста пластинки первого и второго листа. Завершение роста эпикотилия Саратовской 36 на 18 день с момента посева зерновок сопровождалось возрастанием скорости роста пластинки третьего листа, максимальные значения для которого наблюдались на 22 день – 29,1 мм/день.

Анатомическая организация эпикотилия существенно отличается от анатомической организации междоузлий. На поперечном срезе эпикотилия можно выделить следующие зоны: покровную ткань, первичную кору, осевой цилиндр. Проводящие пучки сдвинуты к центру, что характерно также для подземных побегов типа корневища (рис. 2).

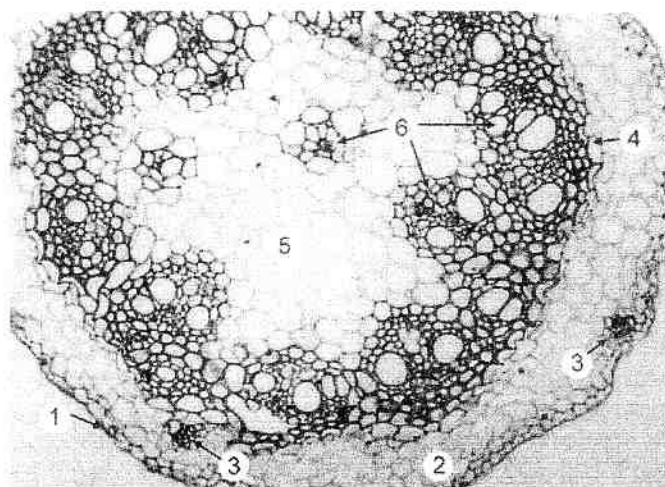


Рис.2. Поперечный срез эпикотилия пшеницы Саратовская 36:
1 – эпидермис; 2 – паренхима первичной коры; 3 – проводящие пучки в коровой части; 4 – эндодерма; 5 – паренхима центрального цилиндра; 6 – проводящие пучки центрального цилиндра

Поверхность эпикотилия покрыта эпидермисом, состоящим из плотно сомкнутых клеток, на поперечном сечении имеющих четырех-пятиугольные очертания. Толщина эпидермиса составляет 10-16,5 мкм. Длина эпидермальных клеток достигает 99-165 мкм. Наружные оболочки эпидермальных клеток слегка выпуклые, утолщенные, покрыты кутикулой. Поверхность кутикулы гладкая. Внутренние оболочки клеток незначительно утолщены, боковые оболочки – тонкие. Устьица в эпидермисе эпикотилия единичны.

Первичная кора эпикотилия по сравнению с первичной корой надземных междоузлий значительно развита. В частности, для Саратовской 36 доля первичной коры составляет 23-24% от диаметра эпикотилия. Клетки коровой паренхимы округлые, диаметром от 13,2 до 16 мкм, с хорошо развитой системой межклетников между ними. Величина паренхимных клеток возрастает в направлении от периферии к средней части первичной коры, а затем уменьшается в направлении к эндодерме (рис.2).

Внутренний слой первичной коры – эндодерма, состоит из плотно сомкнутых клеток, имеющих на поперечном срезе прямоугольные очертания.

Характерной особенностью строения эндодермальных клеток является утолщение оболочек. Одревеснение усиливается на радиальных и поперечных стенках по направлению к центру эпикотили. Наиболее утолщенной является внутренняя тангентальная оболочка. У Саратовской 36 толщина эндодермального слоя клеток 16,6-19,8 мкм, ширина отдельных клеток на поперечном срезе – 23-39,6 мкм.

В коровой части, обособленно от проводящих пучков центрального цилиндра, расположены два проводящих пучка, отличающихся от пучков, расположенных в центральном цилиндре. Ранее Г.М. Добрынин (1969) показал, что в коре зародышевого побега овса расположен пучок, часть которого идет к корню, другая - в колеоптиль. При этом проводящие пучки, идущие в первый ассимиляционный лист, являются ответвлениями от пучков колеоптиле. На основании проведенных нами исследований поперечных и продольных срезов эпикотили, мы полагаем, что коровые проводящие пучки являются ответвлениями колеоптильных пучков. Диаметр коровых пучков 36-38 мкм, диаметр отдельных проводящих элементов ксилемы 3-10 мкм.

Периферическая часть центрального цилиндра эпикотили представлена механическими волокнами перициклического происхождения. Диаметр склеренхимных волокон на поперечных срезах эпикотили составляет 13,2-19,8 мкм, толщина оболочки около 3,3 мкм.

Проводящие пучки центрального цилиндра расположены по окружностям разного диаметра. По периферии центрального цилиндра расположены 7 больших пучков, имеющих характерное для стебля злаков строение. Поперечный размер пучков 115,5-132 мкм, радиальный – 115,6 мкм. Диаметр пористых сосудов составляет от 36,4 до 49,5 мкм, растяжимых сосудов протоксилемы – 16,5-19,8 мкм. Проводящие пучки имеют хорошо выраженные механические обкладки, сливающиеся с перициклическим механическим кольцом. Толщина механической обкладки над пучком составляет 33-40 мкм, под ним – 23-25 мкм. Пять менее крупных пучков центрального цилиндра чередуются с крупными пучками и отличаются по расположению проводящих тканей от больших коллатеральных пучков. В частности, ксилема, расположенная адаксиально, полуобъемлет флоэму со стороны центрального цилиндра и с боков. Такой тип пучка является переходной формой между коллатеральным и концентрическим. Механическая обкладка пучков данного типа представлена механическими волокнами и выражена в меньшей степени по сравнению с обкладкой больших проводящих пучков.

Два проводящих пучка, расположенные в паренхиме, ближе к центру осевого цилиндра, несколько отличаются от других пучков размерами и расположением проводящих тканей. Диаметр проводящих элементов составляет 10 - 13 мкм. Некоторые окружающие их клетки вытянуты в радиальном направлении и достигают в ширину 13-14 мкм, их радиальный размер на поперечных срезах эпикотили 30-32 мкм (рис. 2).

Центральная часть осевого цилиндра представлена паренхимными клетками, диаметр которых варьирует от 32 до 37 мкм (рис. 2).

Таким образом, внутривидовой рост эпикотилия с момента посева семян и до достижения им длины 1,2-2,7 мм происходит одновременно с ускоренным ростом coleoptily и удлинением пластинки первого листа, в последующем интенсивный рост эпикотилия осуществляется с одновременно идущими процессами разворачивания пластинки первого листа и удлинением, разворачиванием пластинки второго листа. Условия роста эпикотилия отражаются на его анатомической организации: значительной доли коровой части, по сравнению с вышележащими междоузлиями, смещения проводящих пучков к центру, развития механической ткани. Ряд особенностей анатомической организации эпикотилия обусловлены положением в системе метамеров побега – числом пучков и их развитием. На основании одинакового числа пучков в пластинке первого листа (Степанов, 2001) и центрального цилиндра эпикотилия следует предположить, что площадь первого листа может являться маркерным признаком в определении степени развития структуры эпикотилия, роста и развития зародышевых придаточных корней пшеницы.

Литература

- Добрынин Г.М. Рост и формирование хлебных и кормовых злаков. Л.: Колос, 1969. 276 с.
- Митрополенко А.И. Влияние уровня развития растений озимой пшеницы на скорость роста эпикотилия и глубину заложения узла кущения // Докл. ВАСХНИЛ. М., 1984, № 5. С. 14-15.
- Федоров Н.И. Продуктивность пшеницы. Саратов: Приволжск. книжн. из-во, 1980. 175 с.
- Носатовский А.И. Пшеница: биология. М., 1965. 568 с.
- Кумаков В.А. Физиология яровой пшеницы. М.: Колос, 1980. 207 с.
- Морфология растения пшеницы // Пшеница и ее улучшение / Под. ред. М.М. Якубцинера. М.: Колос, 1970. 519 с.
- Коробко В.В., Яхшиян Н.Л., Степанов С.А. Особенности морфогенеза вегетативных метамеров главного побега *Triticum aestivum* L. // Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета. Вып.1. Саратов: изд-во «Слово», 2002. С.132-137.
- 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.
- Степанов С.А. Морфогенез пшеницы: анатомические и физиологические аспекты. Саратов: Слово, 2001. 213 с.