

ДОНОРНО-АКЦЕПТОРНЫЕ ОТНОШЕНИЯ МЕТАМЕРОВ ПОБЕГА В ОНТОГЕНЕЗЕ ПШЕНИЦЫ

Е.К. Щеглова, С.А. Степанов

Саратовский государственный университет им. Н.Г.Чернышевского

Для организации любых сложных биологических систем характерно наличие донорных и акцепторных элементов (Гамалей, 1998). Самой значительной регуляторной функцией в онтогенезе целого растения является постоянная корректировка донорно-акцепторных отношений (Мокронос, 1983).

Среди множества типов source-sink систем пшеницу относят (Мокронос, 1983) к типу, где имеются единая мощная аттрагирующая зона, представленная колосом, и донорные структуры, в качестве которых выступают листья разных ярусов, последовательно включающиеся в обеспечение акцептора. Вследствие неравномерности роста и развития разных зон листа, для пластинки листа пшеницы способность к экспорту ассимилятов развивается базипетально, т.е. от верхушки к основанию, достигая наибольшей величины при площади листа 60-90% (Turgson, Webb, 1975) или, с учётом максимальной величины фотосинтеза, 100% (Кошкин, Быков, 1970).

Каждый новый лист в процессе онтогенеза побега неизбежно вступает в новые, отличные от предшествующих, донорно-акцепторные отношения с целостной системой растения. Это определяет специфичное для каждого метамера соотношение импорта и экспорта ассимилятов, скорость развития и старения листа (Мокронос, 1983).

В наших исследованиях расчёт величины функций sink и source проводили на основе определения абсолютно сухой биомассы и линейных параметров частей побега - конуса нарастания, листьев, междоузлий, колоса в момент завершения роста листа соответствующего метамера растения.

Организация побега пшеницы как совокупности разновозрастных метамеров, где каждый метамер на определенном этапе его развития выступает в качестве элементарной донорно-акцепторной единицы (Мокронос, Холодова, 1990), позволяет рассмотреть модель развития донорно-акцепторных отношений на уровне целого растения.

В случае непосредственного участия каждого листа - донора в снабжении ассимилятами расположенных выше растущих листьев и апекса побега наблюдается, на примере Саратовской 36, постепенное возрастание донорной функции с 51% (на момент развертывания первого листа) до 75,6% - по завершении роста третьего листа. В дальнейшем для седьмого и восьмого листьев донорная функция увеличивается соответственно до 83,4% и 97,2%. В соответствии с возрастанием совокупной донорной функции побега отмечается снижение акцепторной функции с 49% (на момент завершения роста первого листа) до 16,6% и 2,8% (по завершении роста соответственно седьмого и восьмого листьев).

Однако, такой вариант развития донорно-акцепторных отношений вряд ли возможен по следующим причинам. 1. В соответствии с гипотезой донорно-акцепторной единицы (Мокроносков, Холодова, 1990), постепенное развитие боковых почек способствует переключению донорной функции листа на ближайший к нему акцептор. 2. Происходит постепенное старение листьев и снижение их донорной функции. 3. Особенности анатомической организации проводящей системы побега способствуют преимущественному снабжению листьями только ближайших растущих элементов метамеров (Климашевская, Жамьянова, 1993; Patrick, 1972). 4. Постепенное развитие узлов и междоузлий стебля приводит к перехвату ассимилятов из листьев и снижению донорной функции по отношению к вышерасположенным листьям и апексу побега.

Допустимо рассмотреть и другую возможную модель онтогенеза донорно-акцепторных отношений, когда в качестве доноров выступают два смежных листа. В качестве обоснования такого подхода могут выступать следующие факты. 1. Акцепторная функция следующего за донорным листа составляет, к примеру, у Саратовской 36 до 91,9% - у 2-го листа, до 80% - у 6-го листа; в пределах 61,3-65,6% у 3-5 листьев. Акцепторная функция седьмого листа у Саратовской 36 в момент окончания роста шестого листа (max source) достигала в условиях 1995 года 50,5%, тогда как восьмому листу в момент завершения роста седьмого листа была присуща уже донорная функция. В этой связи следует также отметить факт так называемой межметамерной синхронизации (Козлечков, 1987; Евдокимова и др., 2000), в частности, наблюдаемое в онтогенезе побега пшеницы возрастание числа сопряженно растущих органов. 2. Организация проводящих тканей смежных метамеров у пшеницы построена таким образом, что только 1/3 пучков входит в узел вышерасположенного растущего метамера от метамера, находящегося ниже через лист от него (Patrick, 1972).

В случае рассмотрения каждых двух нижних листьев по окончании их роста как донорных по отношению к вышерасположенным метамерам побега, наблюдается возрастание донорной функции листьев от первого ко 2 и 3 метамерам, затем снижение к 4-6 метамерам, где она составляет примерно 50%, и затем опять возрастание к 7 и 8 метамерам, соответственно до 59,4% и 83,1%. Представляет интерес, на наш взгляд, близость значений донорной и акцепторной функции побега пшеницы в момент завершения роста четвертого-шестого листьев (рис. 1). Из этого следует, что в случае большей абсолютной величины четвертого-шестого листьев - доноров, как и соответствующих им акцепторных структур у одного из сортов, последний будет, вероятно, иметь преимущество по продуктивности относительно других сортов.

Наиболее информативен такой вариант модели развития донорно-акцепторных отношений, при котором в качестве донора рассматривается отдельно каждый лист без учёта возможного взноса остальных листьев побега пшеницы. Такой вариант модели позволяет контрастировать относительный вклад каждого листа в их совокупную донорную функцию.

Как показали наши исследования, донорная функция 1-4 листьев, в случае их отдельного учёта, варьирует в пределах от 49% (по завершении роста первого листа) до 55%

(по завершении роста второго листа). В момент окончания роста 5 и 6 листьев их донорная функция составляет соответственно 33,7% и 34,3%. Одновременно с этим существенно возрастает акцепторная функция вышерасположенных метамеров. В последующем наблюдается возрастание донорной функции, и с этим сопряжено снижение акцепторной функции. На момент завершения роста восьмого листа его донорная функция составляет 64,9%, тогда как акцепторная функция верхней части побега - 35,1% (рис. 2).

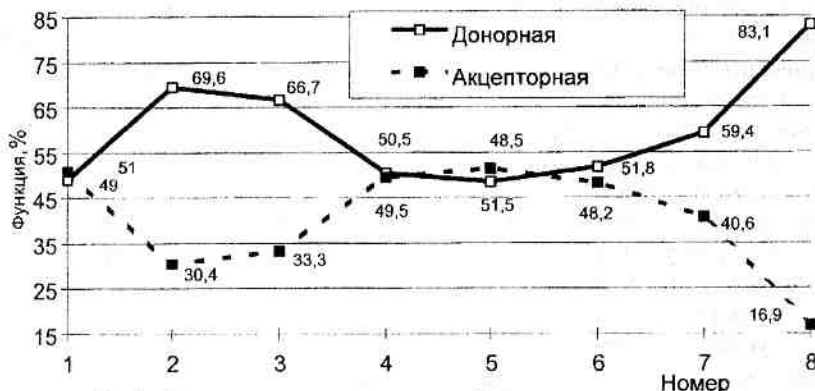


Рис. 1. Изменение донорно-акцепторной функции в онтогенезе побега Саратовской 36 при учёте двух смежных листьев в качестве донорных (1995 г.)



Рис. 2. Изменение донорно-акцепторной функции в онтогенезе побега Саратовской 36, 1995 г.

Можно предположить, что наблюдаемый баланс донорно-акцепторных отношений в онтогенезе побега Саратовской 36 являлся оптимальным для конкретных условий вегетации 1995 года. Изменение абсолютных значений развития донорных или акцепторных структур, отмечающееся в других условиях вегетации или в результате экспериментального нарушения структур sink и source, неизбежно отразится на балансе донорно-акцепторных отношений

в онтогенезе пшеницы, способствуя созданию другого оптимума этих отношений (Сулейманов, Климашевская, 1990).

В разные годы вегетации уже с момента завершения роста первого листа наблюдаются различия в величине значений донорно-акцепторных отношений между метамерами побега пшеницы. В частности, величина донорной функции по окончании роста первого листа в 1994 году составила 36,1%, а в 1995 году - 49%. По завершении роста второго листа она увеличилась, после чего наблюдалось её некоторое снижение. На момент окончания роста четвёртого листа донорная функция в 1994 году достигла 38%, а в 1995 году - 54,2%. Уменьшение донорной функции по завершении роста пятого листа сменилось затем, в условиях вегетации 1995 года, её постепенным возрастанием до седьмого листа, и более резким увеличением к шестому листу (48,9%) в условиях 1994 года, вслед за чем она незначительно снизилась (рис. 3).

В случае удаления пластинки первого листа, величина донорной функции оставшейся части листа достигает менее 5%, тогда как акцепторная функция вышерасположенных листьев и конуса нарастания побега резко возрастает. На момент окончания роста второго листа величина значений функции sink и функции source сравнима с таковыми контрольных растений, однако в последующем, к третьему и четвертому листу, донорная функция опытных растений существенно уменьшается на фоне увеличения акцепторной функции побега. В дальнейшем донорная функция у растений с удаленной пластинкой первого листа характеризуется неустойчивостью тенденций - она то увеличивается - к 5 и 7 листьям, то уменьшается - к 6 и 8 листьям, отличаясь в этом от контрольных растений; адекватно этому изменяется и акцепторная функция исследуемых растений пшеницы (рис.3).



Рис.3. Донорная функция листьев Саратовской 36 по годам вегетации и при экспериментальном изменении площади листьев

Экспериментальное уменьшение площади пластинки третьего и четвёртого листьев приводит, как и в первом опыте, к снижению донорной функции этих листьев, и наоборот, увеличению акцепторной функции

растущих метамеров побега. На момент завершения роста пятого листа отмечалось резкое увеличение донорной функции и снижение акцепторной функции вышерасположенных листьев и генеративной зоны побега; к шестому и седьмому листьям донорная функция уменьшается, и затем, к восьмому листу, возрастает (рис.3).

Изменение площади листьев экспериментальным путем или под воздействием условий вегетации способствует изменению акцепторной функции конуса нарастания и генеративной зоны побега пшеницы.

В условиях 1995 года акцепторная функция конуса нарастания по завершении роста первого и второго листа была больше, чем в 1994 году. На момент завершения роста третьего и четвертого листьев, напротив, акцепторная функция конуса нарастания в 1994 году достигает больших значений. Акцепторная функция генеративной зоны побега по завершении роста пятого и шестого листьев в условиях 1995 года выше, чем в 1994 году, однако, в дальнейшем, в условиях вегетации 1994 года, она резко возрастает к седьмому листу. Акцепторная функция генеративной зоны побега достигает 100% на момент завершения роста восьмого листа в условиях 1995 года. Можно предположить, что в случае восьмиллистных растений совокупная акцепторная функция генеративной зоны побега будет больше, чем у растений с семью листьями (рис. 4).

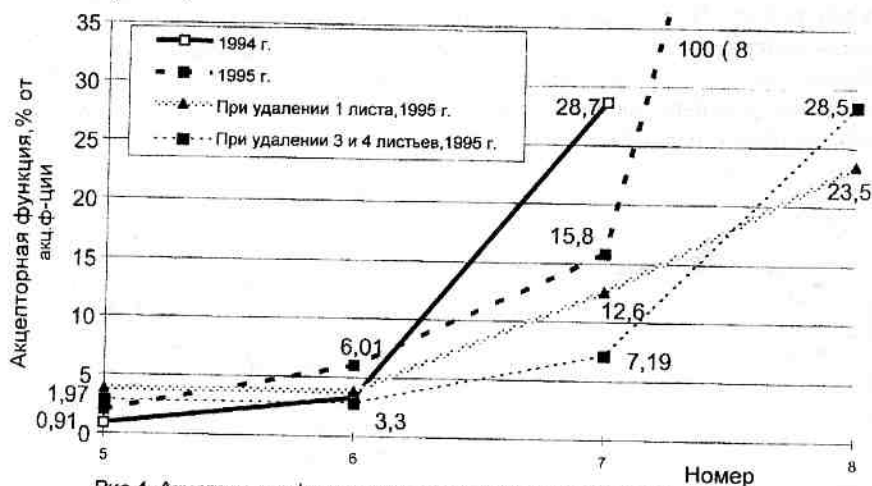


Рис.4. Акцепторная функция генеративной зоны побега в момент окончания роста соответствующего листа Саратовской 36

При удалении пластинки первого листа акцепторная функция конуса нарастания и генеративной зоны побега уменьшается; исключение наблюдалось лишь на момент завершения роста пятого листа. Примерно аналогичная тенденция проявляется в случае уменьшения площади листьев, расположенных выше на стебле.

Изменение площади листьев под воздействием условий вегетации или экспериментальным путем способствует также изменению акцепторной функции следующего, ближайшего к source, листа.

При удалении пластинки первого листа акцепторная функция третьего и последующих листьев последовательно уменьшалась, достигая минимума у шестого и восьмого листьев. В случае удаления пластинки третьего и четвертого листьев акцепторная функция четвертого и шестого листьев была меньше, чем у контрольных растений; примерно одинаковые значения наблюдались у пятого, седьмого и восьмого листьев. Таким образом, уменьшение площади пластинки первого листа оказывает большее угнетающее влияние на акцепторную функцию последующих растущих листьев.

Как известно (Кумаков, 1980), по годам вегетации наблюдается варьирование площади листьев одноименных метамеров. Очевидно, что особенностью развития межметамерных донорно-акцепторных отношений в различных условиях вегетации являются основой подобного варьирования площади листьев; при этом, наряду с изменением площади листьев на стебле, баланс донорно-акцепторных отношений определяет и число листьев на стебле, т.к. оказывает влияние на деятельность конуса нарастания побега и рост листьев.

Литература

Гамалей Ю.В. Фотосинтез и экспорт фотосинтатов. Развитие транспортной системы и донорно-акцепторных отношений // Физиология растений, 1998. Т. 45. №4. С. 614-631.

Евдокимова О.А., Захарченко Н.А., Кумаков В.А. Последовательность и сопряженность роста вегетативных органов побега *Triticum aestivum* и *Triticum durum* (Poaceae) // Бот. журнал. 2000. Т. 85. №3. С. 59-64.

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.

Козлечков Г.А. Структура главного побега пшеницы как отражение влияния генеративных элементов на вегетативные // Докл. ВАСХНИЛ. М., 1987. №1. С. 6 - 8.

Кошкин В.А., Быков О.Д. Потенциальная интенсивность фотосинтеза листьев разных ярусов яровой пшеницы // Сб. трудов аспирантов и молодых научных сотрудников Всес. научно-иссл. ин-та растениеводства. Л.: 1970. Вып. 17. С. 68-73.

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

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

Мокроносов А.Т., Холодова В.П. Донорно-акцепторные системы и формирование семян // Физиология семян. Душанбе, 1990. С. 3-11.

Сулейманов А.К., Климашевская Н.Ф. Эволюция донорно - акцепторных отношений как фактор продуктивности и белковости зерна пшеницы // Физиология и биохимия культ. растений. 1990. Т. 22. № 4. С. 393-401.

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

Turgeon R., Webb J.A. Leaf development and phloem transport in Cucurbita pepo carbon economy. Planta. 1975. 123. N 1. P. 53-62.

УДК 581.14+581.143.2

РАЗВИТИЕ КОНУСА НАРАСТАНИЯ И ЛИСТЬЕВ ЗАРОДЫША ЗЕРНОВОК РАЗНЫХ ЧАСТЕЙ КОЛОСА ПШЕНИЦЫ

С.А. Степанов

Саратовский государственный университет им. Н.Г.Чернышевского

Доля суммарного влияния качества семян на валовый сбор зерна составляет 15-20% и больше (Строна, 1984). Среди многих факторов, определяющих урожайные свойства семян, одним из важнейших является степень дифференциации зародыша (Строна, Родченко, 1984).

Зародыш пшеницы составляет всего лишь 2% от общего веса зерновки и имеет сложную морфологию. В нём различают колеоптиле, почечку главного побега, состоящего из конуса нарастания и зачатков трёх зародышевых листьев, зачатки конусов нарастания боковых побегов, из которых наиболее дифференцирована и легко различима точка роста почки первого листа, зачатков главного и придаточных зародышевых корней, щиток с лигулой и эпибласт (Эсау, 1980). Высота колеоптиле зрелой зародышевой почки составляет 3 мм, ширина - 1 мм. Колпачковый примордий первого листа имеет высоту примерно 1,5 мм и ширину 0,6 мм. Колпачковый примордий второго листа темного меньше, чем первого, ещё меньше - примордий третьего листа (Морозова, 1986). Размеры конуса нарастания у яровой пшеницы в зародыше составляют в высоту 39-65 мкм, в ширину - несколько больше (Ростовцева, 1984).

Разнокачественность зерновок в колосе пшеницы, проявляемая на уровне структур зародыша, изучена недостаточно (Bousewinkel, Bouman, 1984; Bewley, Black, 1985).

Исследование степени развития главной почки зародышей зерновок, взятых из разных частей колоса по завершении вегетации, проводили на одном сорте *Triticum aestivum* - Саратовская 36 в течение двух лет. Зерновки фиксировали в смеси глицерин-спирт и в дальнейшем препарировали под лупой МБС-9. Для оценки соотносительного роста и развития листьев к концу эмбриогенеза зерновки определяли коэффициент сбалансированности роста листьев ($K_{сп}$) - как отношение длины смежных листьев эмбрионального побега.

Масса зерновок из средней части колоса, как правило, больше относительно нижней и верхней его частей, за исключением массы зерновок, формирующихся третьими в колоске. Зерновки с массой более 40 мг могут не наблюдаться в первом и втором, иногда в третьем колосках из нижней и верхней частей колоса.