

УДК 581.143.21

## **СОРТОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ГИСТОЛОГИЧЕСКИХ ЗОН КОНУСА НАРАСТАНИЯ ПОБЕГА ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ**

**С. А. Степанов, М. Ю. Касаткин**

*Саратовский национальный исследовательский государственный  
университет им. Н. Г. Чернышевского  
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83  
E-mail: hanin-hariton@yandex.ru*

Поступила в редакцию 01.02.2017 г.

**Сортные особенности развития гистологических зон конуса нарастания побега яровой пшеницы.** – Степанов С. А., Касаткин М. Ю. – Приводятся результаты исследования роста конуса нарастания в течение 4 – 8-го пластохронов и изменение степени развития гистологических зон на примере группы сортов яровой мягкой пшеницы, отличающихся по длине стебля и продолжительности вегетационного периода. Наиболее существенное увеличение размеров конуса нарастания происходит у короткостебельного сорта Нададорес в течение 4, 5-го и 7-го пластохронов, у скороспелого, также короткостебельного сорта Уорлд Сидз 1616 в 4-м и 6-м пластохронах. Менее выраженное возрастание конуса нарастания в эти пластохроны выявлено у длинностебельного сорта Саратовской 36 и сорта с укороченной соломиной Саратовская 52. В среднем за пластохрон наибольшее возрастание размеров конуса нарастания свойственно короткостебельным сортам. В течение вегетативного периода возрастание размеров конуса нарастания у всех исследуемых сортов сопровождается снижением доли туники (L1), периферической меристемы (L2) и возрастанием доли стержневой меристемы (L3). Однако у разных сортов это проявляется в разной степени. Наиболее выражена доля туники с момента прорастания зерновок (в ранней фазе 4-го пластохрона) у короткостебельных сортов Уорлд Сидз 1616 и Нададорес. Доля стержневой меристемы у этих сортов значительно меньше (8 – 13 %), чем у Саратовская 36 и Саратовская 52 – 27 – 28 %. Наиболее существенные сортовые различия в последующих пластохронах наблюдаются в отношении стержневой меристемы, где они достигают в каждом из них: 4-м – 20, 5-м – 8, 6-м – 10, 7-м – 14, 8-м – 15, 9-м – 15 %. Менее выраженные сортовые различия в каждом их пластохронов выявлены по степени развития периферической меристемы: 4-м – 9, 5-м – 7, 6-м – 7, 7-м – 8, 8-м – 4, 9-м – 3 %. К концу вегетативного периода органогенеза доля туники составляет от 25 % (Саратовская 36) до

## СОРТОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ

38 % (Уорлд Сидз 1616 и Нададорес), стержневой меристемы – до 53 % (Саратовская 36).

**Ключевые слова:** пшеница, пластохрон, конус нарастания, гистологические зоны.

**Varietal features of development of histologic zones apical cone of spring wheat. – Stepanov S. A., Kasatkin M. J.** – Results of research of growth of a apical cone during 4th – 8th plastochrones and change of degree of development of histologic zones on an example of group of grades of the summer soft wheat differing on length of a stalk and durations of the vegetative period are resulted. The most essential increase in the sizes of a apical cone occurs at a grade to short stalk Nadadores during 4, 5th and 7th plastochrones, at early, also with short stalk World Seeds 1616 in 4th and 6th plastochrones. Less expressed increase of a apical cone in these plastochrones is revealed at a grade with a long stalk Saratov 36 and grades with the truncated culm Saratov 52. On the average for plastochron the greatest increase of the sizes of a apical cone is peculiar to grades with a short stalk. During the vegetative period increase of the sizes of a apical cone at all investigated grades is accompanied by share decrease tunica (L1), peripheral meristem (L2), and increase of a share rod meristem (L3). However at different grades it is shown in different degree. Most expressed a share tunica from the moment of germination kernel (in an early phase of 4th plastochron) at grades with a short stalk World Seeds 1616 and Nadadores. The share rod meristem at these grades is much less (8 – 13 %), than at Saratov 36 and Saratov 52 – 27 – 28 %. The Most essential high-quality distinctions in the subsequent plastochrones are observed concerning rod meristem where they reach in each of them: 4th – 20, 5th – 8, 6th – 10, 7th – 14, 8th – 15, 9th – 15 %. Less expressed high-quality distinctions in everyone them plastochroes are revealed on degree of development peripheral meristem: 4th – 9, 5th – 7, 6th – 7, 7th – 8, 8th – 4, 9th – 3 %. By the end of the vegetative period of formation of bodies the share tunica makes from 25 % (Saratov 36) to 38 % (World Seeds 1616 and Nadadores), rod meristem – to 53 % (Saratov 36).

**Key words:** wheat, plastochron, apical cone, histologic zones.

DOI: 10.18500/1682-1637-2017-15-2-62-70

В конусе нарастания побега растений в ходе эмбриогенеза дифференцируется ряд гистологических зон, определяемых как центральная, периферическая и стержневая, или слоёв: туники, эпидермального слоя клеток (L1), подэпидермального (L2) и корпуса – L3 (Clark, 1997). В основе дифференциации клеток конуса нарастания и выделения в нём соответствующих, локальных участков лежит скорость деления клеток, их ориентация относительно поверхности меристемы, число первичных и вторичных плазмодесм, экспрессия различных генов (Nakajima, Benfey, 2002; Kwiatkowska, 2004).

В онтогенезе растения происходит последовательное изменение картины зональности, усиление отдельных её слоёв, что является важным условием деятельности апикальной меристемы, проявляющимся в образовании отдельных фитомеров побега и росте конуса нарастания до критических размеров, обеспечивающих его переход в генеративное состояние (Аветисова, 1984; Beemster, Masle, 1996). Слабо развитая периферическая и хорошо выраженная стержневая меристема присущи обычно мелколистным растениям с длинными междоузлиями, у крупнолистных растений с укороченным стеблем периферическая меристема сильно развита, а стержневая выражена слабо (Василевская, Кондратьева-Мельвиль, 1958). Исследований, касающихся степени развития вышеназванных слоёв конуса нарастания у разных сортов яровой пшеницы в течение вегетативного периода, в доступной нам литературе не выявлено.

### **Материал и методика**

Исследования роста и развития гистологических зон конуса нарастания главного побега проводились: 1) на сортах среднеспелых (длинностебельный – Саратовская 36, короткостебельный – Нададорес, сорт с укороченный соломиной – Саратовская 52, полученный от скрещивания предыдущих сортов); 2) на скороспелом, короткостебельном сорте Уорлд Сидз 1616. Степень развития гистологических зон конуса (туники, периферической и стержневой меристемы) определялась по микрофотографиям продольных дорсовентральных срезов апекса ( $n = 5 - 7$ ) с использованием фитопланиметра ААМ 7 (Япония). Данная работа явилась продолжением исследования, представленного ранее (Степанов, Щеглова, 2010).

### **Результаты и их обсуждение**

Возобновление роста конуса нарастания побега с момента посева, как показано ранее (Степанов, Щеглова, 2010), происходит при разном исходном состоянии зародышевых почек зерновок исследуемых сортов, имеющих не менее трёх зачаточных фитомеров. Отмечено, что в начале вегетации, в период прорастания зерновок и перехода от гетеротрофного к фототрофному питанию формирующихся фитомеров побега и корневой системы растений, наиболее существенное увеличение размеров конуса нарастания происходит в течение 4, 5-го и 7-го

## СОРТОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ

пластохронов у короткостебельного сорта Нададорес. Аналогичное явление наблюдалось у скороспелого, короткостебельного сорта Уорлд Сидз 1616 в 4-м и 6-м пластохронах. Менее выраженное возрастание конуса нарастания в эти пластохроны выявлено у Саратовской 36 и Саратовская 52. В среднем за пластохрон наибольшее возрастание размеров конуса нарастания свойственно короткостебельным сортам (таблица).

Возрастание размеров конуса нарастания побега яровой пшеницы в течение 4 – 8-го пластохронов, % от значений конуса в ранней фазе пластохрона

Сорт	Пластохроны					Среднее за пластохрон
	4	5	6	7	8	
Саратовская 36	221	233	207	200	162	200
Саратовская 52	297	245	209	177	165	223
Нададорес	335	287	222	231	165	248
Уорлд Сидз 1616	319	240	250	179	–	247

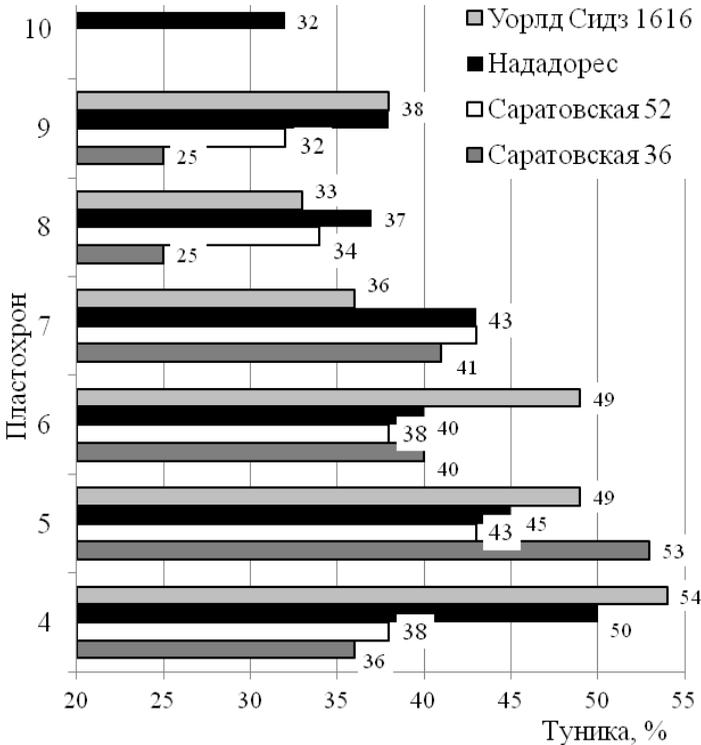
Примечание: размеры конуса в начале и к концу пластохрона оценивались по площади продольного сечения среза конуса:  $s = 1/2\pi hr$ , где  $h$  – высота,  $r$  – радиус конуса нарастания,  $\pi$  – 3,14.

Отмеченные сортовые различия по степени возрастания конуса нарастания в отдельные, 4-й – 7-й, пластохроны являются проявлением их генотипических свойств, а также опосредованным влиянием листьев нижнего яруса проростков пшеницы. Очевидно, что такой характер роста апикальной меристемы побега исследуемых сортов является отражением соответствующей структурной организации конуса нарастания, в частности, степени развития гистологических зон туники (L1), периферической (L2) и стержневой меристем (L3), центральной материнской меристемы, инициальные клетки которой из-за их нечеткого топографического определения включались в первые три зоны.

Установлено, что в течение вегетативного периода возрастание размеров конуса нарастания у всех исследуемых сортов сопровождается снижением доли туники или эпидермального слоя (L1), периферической меристемы или подэпидермального слоя (L2) и возрастанием доли стержневой меристемы (L3). Однако у разных сортов это проявляется в разной степени (рис. 1 – 3).

Наиболее выражена доля туники с момента прорастания зерновок (в ранней фазе 4-го пластохрона) у короткостебельных сортов Уорлд

Сидз 1616 и Нададорес. Доля стержневой меристемы у этих сортов значительно меньше (8 – 13 %), чем у длинностебельного сорта Саратовская 36 и сорта с укороченной соломиной Саратовская 52 – 27 – 28 % (см. рис.1, 2). Периферическая меристема составляла от 33 % (Уорлд Сидз 1616) до 42 % (Нададорес) (см. рис.3).

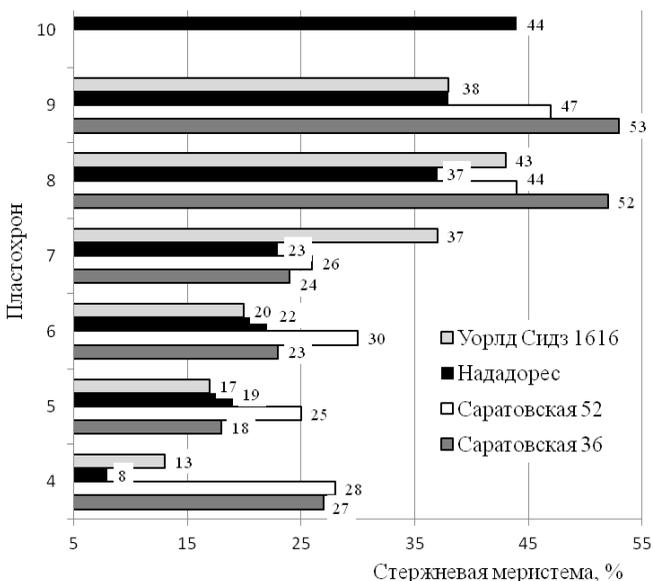


**Рис. 1.** Степень развития туники (L1) в конусе нарастания побега в ранней фазе пластохрона

В следующем, 5-м пластохроне наибольшая доля туники отмечена у Саратовской 36 (53 %), а доля стержневой меристемы – у Саратовской 52 (25 %). Степень развития периферической меристемы конуса

## СОРТОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ

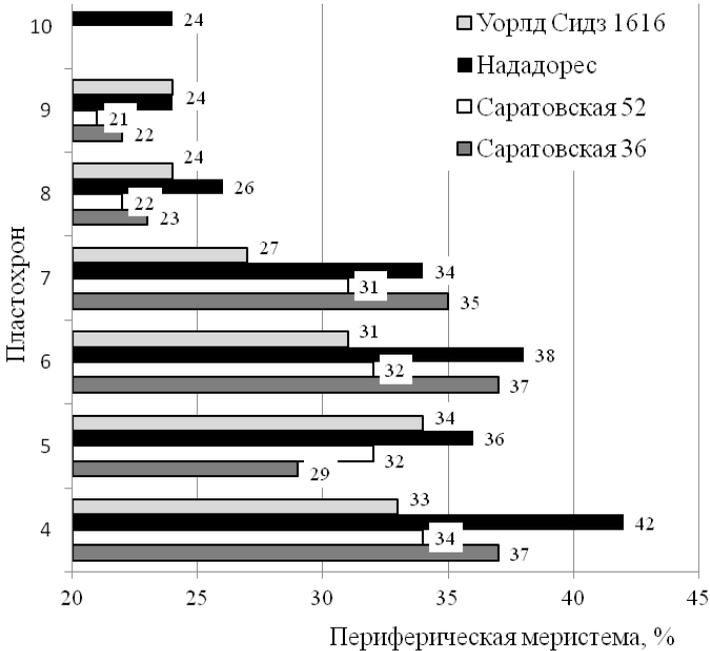
нарастания побега достигала от 29 % (Саратовская 36) до 36 % (Нададорес). В 6-м пластохроне более развитая туника наблюдалась у Уорлд Сижз 1616 (49%), а стержневая меристема у Саратовской 52 (30 %). В 7-м пластохроне наблюдалось резкое возрастание доли стержневой меристемы у Уорлд Сидз 1616 (37 %) по сравнению с другими сортами (23 – 26 %). Доля туники в это время была примерно одинакова у всех сортов, исключая Уорлд Сидз 1616 (см. рис.1 – 3).



**Рис. 2.** Степень развития стержневой меристемы (L3) в конусе нарастания побега в ранней фазе пластохрона

В последующих пластохронах наблюдалось резкое увеличение доли стержневой меристемы при соответствующем уменьшении доли туники у длинностебельного сорта Саратовская 36. Степень развития периферической меристемы в 8-м пластохроне была сопоставима у всех сортов, составляя от 22 % (Саратовская 52) до 26 % (Нададорес). Аналогичная тенденция в отношении развития этой меристемы была отмечена в 9-м пластохроне. 10-й пластохрон наблюдался только у

Нададорес, в котором происходило дальнейшее возрастание доли стержневой меристемы (44 %) и уменьшение доли туники (32) по мере роста конуса (см. рис.1 – 3).



**Рис. 3.** Степень развития периферической меристемы (L2) в конусе нарастания побега в ранней фазе пластохрона

Как показали исследования, наиболее существенные сортовые различия наблюдаются в отношении стержневой меристемы, где они достигают в каждом из пластохронов: 4-м – 20, 5-м – 8, 6-м – 10, 7-м – 14, 8-м – 15, 9-м – 15 % (см. рис. 2). Менее выраженные сортовые различия в каждом их пластохронов выявлены по степени развития периферической меристемы: 4-м – 9, 5-м – 7, 6-м – 7, 7-м – 8, 8-м – 4, 9-м – 3 % (см. рис. 3). Возможно, это связано с особой ролью периферической меристемы в инициации фитомеров в условиях механических напряжений, возникающих между туникой и стержневой меристемой

## СОРТОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ

(Robinson et al., 2013). Ранее было выявлено, что механическое напряжение между клетками и тканями различных морфоструктур растения может выступать в качестве фактора, регулирующего гистогенные процессы (Степанов, 2002).

Таким образом, в ходе последовательных пластохронов происходит уменьшение доли туники, составляемой к концу вегетативного периода органогенеза от 25 % (Саратовская 36) до 38 % (Уорлд Сидз 1616 и Нададорес) и существенное возрастание доли стержневой меристемы – до 53 % (Саратовская 36). Доля периферической меристемы также снижается. Степень развития цитогистологических зон конуса в каждом из пластохронов является различной у сортов яровой пшеницы.

Для короткостебельных сортов характерно в начале прорастания малое развитие стержневой меристемы по сравнению с хорошо выраженной туникой. К концу вегетативного периода органогенеза более выраженная стержневая меристема характерна для длинностебельного сорта, тогда как туника и периферическая меристема более развита у короткостебельных сортов. Предполагается, что установленные особенности развития зон конуса отражаются на скорости его роста и последующем развёртывании, дифференциации элементов зачаточных фитомеров.

### Список литературы

*Аветисова Л. В.* Ультраструктурные изменения клеток конуса нарастания побега при прорастании семян пшеницы // Сельскохозяйственная биология. 1984. № 8. С. 71 – 76.

*Василевская В. К., Кондратьева-Мельвиль Е. А.* О некоторых вопросах строения верхушки вегетативного побега // Проблемы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Вып.3. С. 288 – 298.

*Степанов С. А.* К вопросу о роли механических напряжений в регуляции гистогенных процессов // Бюл. Бот. сада Саратов. гос. ун-та. Вып. 1. Саратов: Слово, 2002. С. 151 – 156.

*Степанов С. А., Щеглова Е. К.* Рост и развитие конуса нарастания побега в вегетативный период органогенеза яровой пшеницы // Бюл. Бот. сада Саратов. гос. ун-та. Вып. 9. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2010. С. 199 – 207.

*Beemster G. T. S., Masle J.* The role of apical development around the time of leaf initiation in determining leaf width at maturity in wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.) with impeded roots // J. of Experimental Botany. 1996. Vol. 47, № 304. P. 1679 – 1688.

*Clark S. E.* Organ Formation at the Vegetative Shoot Meristem // *The Plant Cell*. 1997. Vol. 9. P. 1067 – 1076.

*Kwiatkowska D.* Structural integration at the shoot apical meristem: models, measurements, and experiments // *Amer. J. of Botany*. 2004. Vol. 91. P. 1277 – 1293.

*Nakajima K., Benfey P. N.* Signaling In and Out: Control of Cell Division and Differentiation in the Shoot and Root // *The Plant Cell*. 2002. Vol. 14. P. S265 – S276.

*Robinson S., Burian A., Couturier E., Landrein B., Louveaux M., Neumann E. D., Peaucelle A., Weber A., Nakayama N.* Mechanical control of morphogenesis at the shoot apex // *J. of Experimental Botany*. 2013. Vol. 64, № 15. P. 4729 – 4744.