

ФИЗИОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 631.111.1: 581.812

КАЧЕСТВЕННЫЕ АСПЕКТЫ АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ЗАРОДЫША ЗЕРНОВКИ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ

С.А. Степанов, Ю.В. Даштоян

Саратовский государственный университет им. Н.Г.Чернышевского

Прогрессирующий редукционизм в исследованиях биологии растений не привел до настоящего времени к объективному пониманию механизмов интеграции различных физиологических процессов. Согласно одной из концепций, доминирующими центрами регуляции гомеостаза растения являются апексы побега и корня (Полевой, 1975, 2001). Альтернативная концепция признает наличие центральных регулирующих элементов в переходной зоне от побега к корню растения (Зубкус, 1979). Существует также взгляд на растение как надклеточной структуры, не адекватной организму (Гамалей, 1997).

Одной из причин существования различных концепций относительно физиологии целостности растения является недостаточное знание анатомии и морфологии организмов на разных уровнях их развития. Несмотря на сохраняющийся интерес к изучению зародыша зерновок пшеницы как важнейшей продовольственной культуры (Smart, O'Brien, 1979; Строна, 1984; Kremer, 1985), существующие представления не дают полной картины морфологических и анатомических особенностей его развития по завершении эмбриогенеза.

Материал и методика

Анализировались последовательные срезы зародышей зерновок *Triticum aestivum* (Саратовская 52), сделанные на микротоме в трех плоскостях: продольные, перпендикулярные и параллельные к щитку, а также под углом к нему в плоскости придаточных зародышевых корней. Кроме того, были изучены срезы поперечные относительно эмбрионального побега. В каждом случае использовалось от 5 до 7 зерновок. Срезы окрашивались гематоксилином Гейденгайна и альциановым синим. Толщина срезов – 7-15 мкм. Кроме того, на анатомических срезах в течение ряда лет оценивали состояние конуса нарастания побега зародыша зерновки группы сортов *Triticum aestivum* (Саратовской 36, Саратовской 52, Нададорес, Уорлд Сидз 1616).

Определение длины 1-3 листьев эмбрионального побега зародыша зерновок видов и сортов пшеницы (2003 г.) проводили по нижнему основанию листа после препарирования зародыша с использованием МБС-9: *Triticum aestivum* – 10 сортов, *Triticum durum* – 5 сортов, *Triticum spelta* – 3 сортообразца, *Triticum monococcum* – 1 сортообразец, *Triticum timopheevi* – 1 сортообразец, *Triticum dicoccum* – 3 сортообразца. Все сортообразцы

видов были получены из лаборатории физиологии растений НИИСХ Юго-Востока (Саратов).

Результаты и обсуждение

Исследования показали, что конус нарастания Саратовской 52 имеет куполообразную форму. Его размеры составляют: в высоту – от 48 до 80 мкм, в ширину – от 75 до 100 мкм. Эти параметры конуса зависят от фазы пластохронного цикла.

Клетки конуса нарастания гетерогенны по форме и размерам. На продольных срезах перпендикулярно к щитку зародыша размеры покровных клеток конуса (клетки туники) составляют от 8 x 10 мкм до 8 x 25 мкм, что зависит от положения этих клеток в конусе. Среди них выделяются 1-2 более крупные клетки, находящиеся в верхней части конуса. Среди клеток, лежащих под туникой (клетки корпуса), отмечен блок более мелких клеток на месте инициации четвертого метамера. Размеры этих клеток составляют от 6 x 6 мкм до 10 x 10 мкм. Более крупные клетки (до 25 x 25 мкм) находятся с противоположной стороны от блока инициальных клеток четвертого метамера. Установлено, что в верхней части корпуса имеется 1-2 большие клетки, соответствующие, очевидно, материнской меристеме. Клетки, располагающиеся в центре конуса, относящиеся к стержневой меристеме, имеют размеры от 8 x 10 мкм до 8 x 12 мкм. Эти клетки имеют округлое, интенсивно окрашенное ядро, размеры которого меньше, чем в клетках периферической меристемы под туникой, где ядра могут быть незначительно вытянуты.

Размеры ближайшего к конусу нарастания примордия, третьего от переходной зоны, составляют от 84 ± 4 мкм (от верхней части основания примордия) до 140 ± 6 мкм (от нижней части основания примордия). Основание примордия располагается под углом к нижней части конуса, при этом инициали центрального проводящего пучка формирующегося третьего листа идут почти параллельно продольной оси конуса.

При визуальном наблюдении поперечных срезов эмбрионального побега на уровне нижней части основания третьего листа установлено наличие только одного проводящего пучка. Выше, в средней части примордия, кроме центрального пучка отмечено ещё два боковых.

Длина второго листа составляет от 277 ± 12 мкм (от верхней части основания листа) до 340 ± 15 мкм (от нижней части основания листа). Лист образует своеобразный колпачок над конусом нарастания побега. В средней части листа наблюдается восемь проводящих пучков, размеры которых составляют от 18 x 20 мкм до 50 x 62 мкм (центральный пучок). Толщина листа в этой части от 50 мкм (между проводящими пучками) до 78 мкм (в месте прохождения проводящего пучка), то есть проявляется тенденция к образованию морфологически выраженных валиков по месту расположения проводящих пучков. На уровне верхней части основания второго листа наблюдается только семь проводящих пучков, размеры которых составляют от 22 x 22 мкм до 45 x 58 мкм (центральный пучок).

Толщина листа в этой части в зоне расположения пучков составляет от 70 до 83 мкм.

Длина первого листа, ближнего к переходной зоне и наиболее морфологически выраженного, достигает от 900 ± 43 мкм (от верхней части основания листа) до 970 ± 32 мкм (от нижней части основания листа). На поперечных срезах средней части листа наблюдается 12 проводящих пучков, размеры которых составляют от 30×30 мкм до 78×82 мкм (центральный проводящий пучок). Отмечена дифференциация клеток центрального проводящего пучка на протофлоэму и протоксилему. В наиболее крупных латеральных пучках первого листа также наблюдается дифференциация клеток на месте будущей протофлоэмы, о чем свидетельствуют меньшие размеры клеток и их интенсивное окрашивание гематоксилином.

Толщина первого листа в промежутках между проводящими пучками составляет от 70 до 85 мкм. Толщина листа в месте расположения проводящих пучков – от 78 до 160 мкм. Отмечено наличие межклетников, более выраженных между клетками, примыкающими к центральному проводящему пучку или крупным латеральным пучкам. С внешней стороны от центрального проводящего пучка наблюдается дифференциация клеток будущей склеренхимы. Паренхимные клетки первого листа крупнее аналогичных клеток второго и третьего листьев и имеют на поперечных срезах округлую форму с хорошо выраженным ядром с 1-2 ядрышками. Наиболее крупными (до 20×22 мкм) примыкают к центральному пучку и более развитым латеральным проводящим пучкам.

В нижней части первого листа наблюдается только 9 проводящих пучков, размеры которых достигают от 18×18 мкм до 85×90 мкм, но уже на уровне основания первого листа в нём наблюдается только семь проводящих пучков. Размеры пучков в этой области составляют от 40×52 мкм до 80×82 мкм (центральный проводящий пучок). Таким образом, как и в случае с ранее описанными листьями, наблюдается уменьшение числа боковых пучков от места их инициации в средней части растущего листа к его основанию и далее в ниже расположенных структурах эмбрионального побега. Это позволяет нам рассматривать в качестве центров дифференциации проводящей системы не только семядоли (согласно одной из точек зрения в качестве одной из них выступает щиток), корень и переходную зону от побега к корню (Василевская, 1959), но также и лист.

Длина колеоптиля от места смыкания со щитком составляет 1150 ± 45 мкм. Колеоптиль образует своеобразную уплощенную камеру, прикрывающую настоящие листья вместе с конусом нарастания побега. На поперечных срезах на уровне верхушки второго листа размеры колеоптиля, представленного в виде сплюснутой трубочки, составляют: по длинной оси среза – 1210 ± 57 мкм, по короткой оси (перпендикулярно к щитку) – 769 ± 43 мкм. В колеоптиле имеется два проводящих пучка (по бокам длинной оси среза), размеры которых достигают от 105×112 мкм до

112 x 125 мкм. В этой части колеоптиля наблюдаются различия по степени дифференциации клеток протофлоэмы проводящих пучков.

Толщина колеоптиля различна. В зоне расположения проводящего пучка толщина колеоптиля составляет 225 ± 6 мкм. Толщина его со стороны эпибласта - 60 ± 4 мкм (на поперечном срезе наблюдается всего пять клеток). Со стороны щитка толщина колеоптиля достигает 85 ± 5 мкм. Колеоптиль имеет хорошо выраженные межклетники. Наиболее крупные паренхимные клетки колеоптиля (30×38 мкм), имеющие небольшое ядро с 1-3 ядрышками, расположены в области, прилегающей к проводящим пучкам.

На поперечных срезах на уровне верхушки конуса нарастания эмбрионального побега размеры проводящих пучков колеоптиля составляют от 100×125 мкм до 100×135 мкм. По бокам длинной оси каждого из пучков наблюдается два центра дифференциации проводящих тканей, а между ними с внешней стороны пучка отмечено наличие дифференцирующихся волокон протофлоэмы. Таким образом, следует отметить, что организация проводящего пучка колеоптиля отличается от организации проводящего пучка настоящих листьев.

На нижерасположенных срезах колеоптиля размеры пучков незначительно уменьшаются, а дифференциация клеток протофлоэмы менее выражена. Между колеоптилем и основанием первого листа со стороны щитка располагается колеоптильная почка, высота которой от основания колеоптиля равна 115 ± 10 мкм. В почке морфологически различим профиллум и конус нарастания.

На продольных срезах зародыша на уровне основания второго листа в центре эмбрионального стебля наблюдается наличие межклетников, уплощение отдельных паренхимных клеток перпендикулярно к продольной оси побега. Их размеры в этой области стебля составляют от 10×25 мкм до 25×25 мкм. В клетках наблюдается наличие вакуолей, ещё более выраженных на уровне основания первого листа. На всем протяжении от основания конуса нарастания главного эмбрионального побега до основания первого листа нами не отмечено слияния проводящих пучков и образования «пластинок» будущих узлов метамеров.

На серии продольных срезов выявлено, что со стороны щитка в основание эмбрионального побега входит проводящий пучок, образующий затем свособразный изгиб в сторону главного зародышевого корня на уровне основания первого настоящего листа. В месте входа проводящего пучка щитка в основание побега с ним соединяются проводящие пучки колеоптиля. Ширина пучка увеличивается от $75-85$ мкм при его вхождении до $110-125$ мкм в месте слияния с пучками колеоптиля. В нижней части изгибающегося в последующем пучка вместе с примыкающими к нему паренхимными клетками щитка нами обнаружено наличие хорошо выраженных склеренхимных клеток. В последующем объединенный проводящий пучок, делая изгиб в сторону эпибласта, проходит над

центральной клеткой метаксилемы главного зародышевого корня и соединяется с центральным проводящим пучком первого листа. Таким образом, узел, понимаемый как место объединения проводящих пучков нескольких метамеров, в нижней части побега зародыша яровой пшеницы представлен областью нодальной пластинки.

Выше нодальной пластинки располагаются две пары придаточных зародышевых корней. На продольных срезах под углом к щитку в плоскости корней размеры их верхней пары достигают: длина (без колеоризы) - 164 ± 32 мкм, ширина - 227 ± 18 мкм. Число клеток по диаметру корня в месте смыкания с основанием побега равняется 23. Размеры нижней пары корней больше: длина - 441 ± 21 мкм, ширина - 385 ± 12 мкм. Число клеток по диаметру корня равно 31.

Длина главного зародышевого корня от места смыкания со щитком (без корневого чехлика) составляет 710 ± 59 мкм, от нижней части нодальной пластинки - 680 ± 35 мкм. Диаметр корня в его верхней части равен 530 ± 24 мкм. В корне хорошо различимы клетки коры и центрального цилиндра. Число клеток по диаметру корня равно 31. Клетки колеоризы, облегающие главный и придаточные зародышевые корни, сильно вакуолизированы. Таким образом, насколько можно судить по числу клеток, диаметру корней в месте их смыкания с основанием зоны перехода, наиболее дифференцированы главный корень и нижняя пара зародышевых придаточных корней.

Переходная зона от побега к корню, представленная у исследованного вида областью от нодальной пластинки до нижней части основания первого листа, организована наиболее сложно вследствие объединения проводящей системы листьев и корней. Длина этой зоны достигает у исследуемого сорта 315-325 мкм. На поперечных срезах в верхней части этой зоны наблюдается 10 пучков, идущих из листьев – три от второго листа и семь от первого листа. На уровне нижней пары зародышевых придаточных корней все пучки объединяются, кроме центрального, идущего из первого листа, в котором прослеживается дифференциация клеток протофлоэмы, в частности волокон склеренхимы. Объединение пучков происходит в такой последовательности: центральный пучок второго листа и два латеральных первого листа прилегают со стороны щитка к корням верхней пары, остальные – латеральные пучки первого и второго листьев объединяются с проводящей системой нижней пары придаточных зародышевых корней. Таким образом, своеобразие зоны перехода в зародыше яровой пшеницы проявляется в отсутствии морфологически выраженных узлов и междоузлий эмбрионального побега.

Высота эпибласта исследуемого сорта 290 ± 15 мкм. Толщина эпибласта в месте смыкания его с колеоризой равна 139 ± 4 мкм. Проводящие пучки не наблюдаются ни в эпибласте, ни в основании под

ним. Клетки эпибласта гетерогенны по форме и размерам (от 15 x 15 мкм до 28 x 52 мкм) и сильно вакуолизированы.

На продольных срезах толщина щитка на уровне смыкания его с колеоптилем составляет 250 ± 4 мкм. В верхней части щитка его толщина несколько увеличивается (260-275 мкм). Паренхимные клетки щитка по обе стороны от проводящего пучка в центре (со стороны эпителия щитка и со стороны колеоптиля) существенно различаются по форме и размерам. Эпителиальные секреторные клетки вытянуты по направлению к эндосперму и имеют размеры от 8 x 26 мкм до 10 x 44 мкм. Они имеют интенсивно окрашивающееся ядро и цитоплазму, где наблюдается обилие мелких вакуолей. Клетки паренхимы со стороны эпителиальных секреторных клеток щитка достигают величины от 26 x 26 мкм, почти правильной прямоугольной формы, до 26 x 96 мкм, вытянутых вдоль щитка. В клетках обнаружены многочисленные мелкие вакуоли.

На поперечных срезах на уровне верхушки третьего листа толщина щитка в центре составляет 290 ± 10 мкм. По краям щитка его толщина больше – до 340-370 мкм. Эпителий щитка в этом месте образует изгибы. В центре щитка наблюдается пучок, ширина которого вдоль длинной оси среза равняется 250 мкм, по короткой оси – от 40 до 70 мкм. На продольных срезах справа и слева от проводящего пучка щитка выявлено до 10 ответвляющихся проводящих пучков. В нижней части щитка на уровне основания первого листа проводящий пучок менее дифференцирован. В этом месте он имеет вид эллипса размером $125 \cdot 250$ мкм. В щитке отмечено наличие небольших межклетников.

Таким образом, для зародыша зерновки *Triticum aestivum* характерна различная дифференциация зачаточных органов с выраженным разнообразием клеток, представленных в них. Наиболее сложно в анатомо-морфологическом плане организована проводящая система переходной зоны. Объединение проводящих тканей из щитка, листьев и корней в переходной зоне позволяет рассматривать её не только как центр дифференциации тканей по В.К.Василевской (1959), но и как возможный первичный центр интеграции физиологических процессов в онтогенезе растения. Связь проводящей системы листьев главной зародышевой почки и корней предполагает их влияние друг на друга с момента прорастания зерновки.

По степени развития конуса нарастания побега уже в зародыше зерновки отмечаются различия между видами и сортами пшеницы. В частности, у некоторых сортообразцов исследуемых видов конус нарастания эмбрионального побега находился в поздней фазе третьего пластохрона, у других – в ранней фазе четвёртого пластохрона.

Кроме того, при изучении анатомических срезов зародышей зерновок отдельных сортов *Triticum aestivum* установлено, что у части зерновок конус нарастания побега может находиться в поздней фазе третьего пластохрона или же - ранней фазе четвёртого пластохрона. В

разные годы вегетации доля тех или иных зерновок может варьировать у некоторых сортов (табл.1).

Засухоустойчивый, длинностебельный, среднеспелый сорт Саратовская 36 во все исследуемые годы вегетации проявлял стабильное число метамеров эмбрионального побега зародыша зерновок (конус нарастания находился в ранней фазе четвертого пластохрона). Сорта с нестабильным числом метамеров побега зародыша зерновок обладают средней (Саратовская 52, Уорлд Сидз 1616) или удовлетворительной (Нададорес) устойчивостью. Можно предположить, что данный признак отражает меру соответствия генотипа к факторам внешней среды в данном регионе произрастания. В зависимости от условий, которые сложатся в период вегетации растений, преимущественно развиваются те или другие зерновки (табл.).

Число зерновок с различным состоянием конуса нарастания главной зародышевой почки, %

Годы репродукции	Пластохрон		Сорта			
	Номер	Фаза	Саратовская 36	Нададорес 63	Саратовская 52	Уорлд Сидз 1616
1	3	поздняя	-	100	40	100
	4	ранняя	100	-	60	-
2	3	поздняя	-	100	40	100
	4	ранняя	100	-	60	-
3	3	поздняя	-	100	30	50
	4	ранняя	100	-	70	50
4	3	поздняя	-	80	10	50
	4	ранняя	100	20	90	50
Среднее за 4 года	3	поздняя	-	95	30	75
	4	ранняя	100	5	70	25

Различия между видами и сортами пшеницы наблюдаются также по длине листьев эмбрионального побега зародыша зерновки. В семенах репродукции 2003 года наибольшая длина 1 листа отмечена для *Triticum dicossum* и *Triticum timopheevi* – соответственно 1402 мкм и 1384 мкм, наименьшая – *Triticum aestivum* – 953 мкм (рис.1).

Иная тенденция выявлена в отношении второго и третьего листьев зародышей зерновок пшеницы исследуемых видов. Наибольшая длина второго листа наблюдалась у *Triticum aestivum* – 329 мкм, наименьшая – *Triticum monocossum* – 253 мкм (рис.2). Характерно, что у *Triticum monocossum* третий лист также имел наименьшую длину, тогда как у *Triticum aestivum* и *Triticum durum* длина третьего листа была примерно одинакова и больше относительно других видов – соответственно 167 мкм и 169 мкм (рис.2).

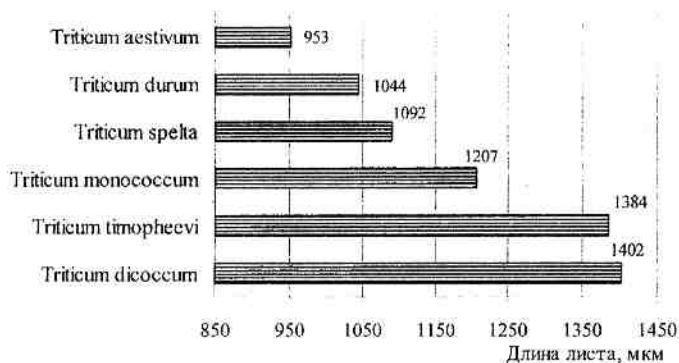


Рис.1 Длина 1 листа эмбрионального побега зародыша зерновки пшеницы, 2003 г.

В зерновках *Triticum aestivum* большая длина первого листа побега зародыша отмечена у Саратовской 58, примерно близкие значения свойственны сортам Альбидум 1616, Лютесценс 62, Ленинградка, Саратовской 29; меньшие

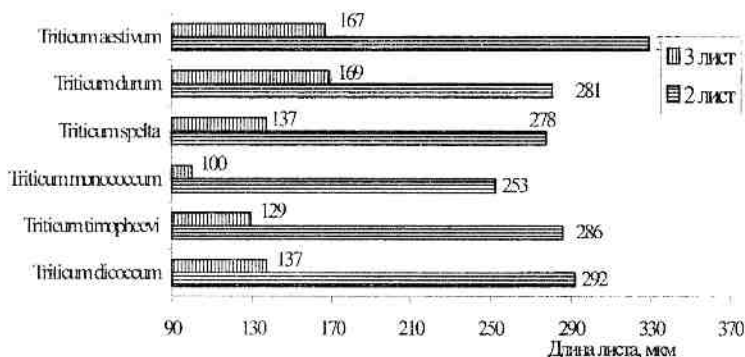


Рис.2 Длина 2 и 3 листьев эмбрионального побега зародыша зерновки пшеницы, 2003 г.

значения длины листа наблюдались у Уорлд Сидз 1616, Саратовской 36 и Прохоровка (рис.3).

При сравнение сортов *Triticum aestivum* по длине других листьев побега зародыша зерновки установлено иное ранжирование: для второго листа - большая длина отмечена у Саратовской 29, Альбидум 1616 и Уорлд Сидз 1616, меньшая - Лютесценс 62 и Прохоровка; для третьего листа -

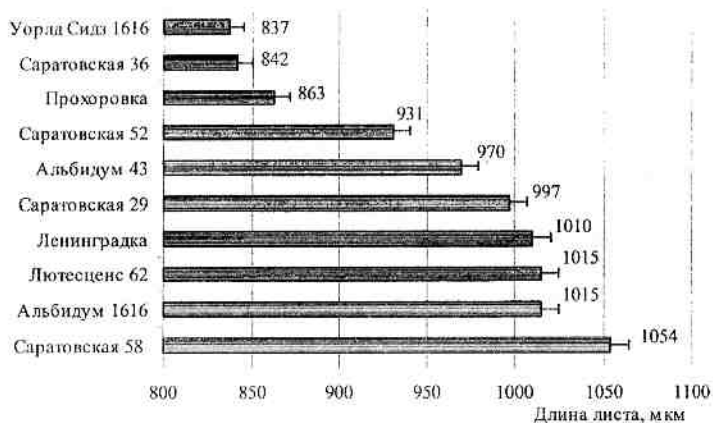


Рис.3. Длина 1 листа эмбрионального побега зародыша зерновки сортов *Triticum aestivum*, 2003 г.

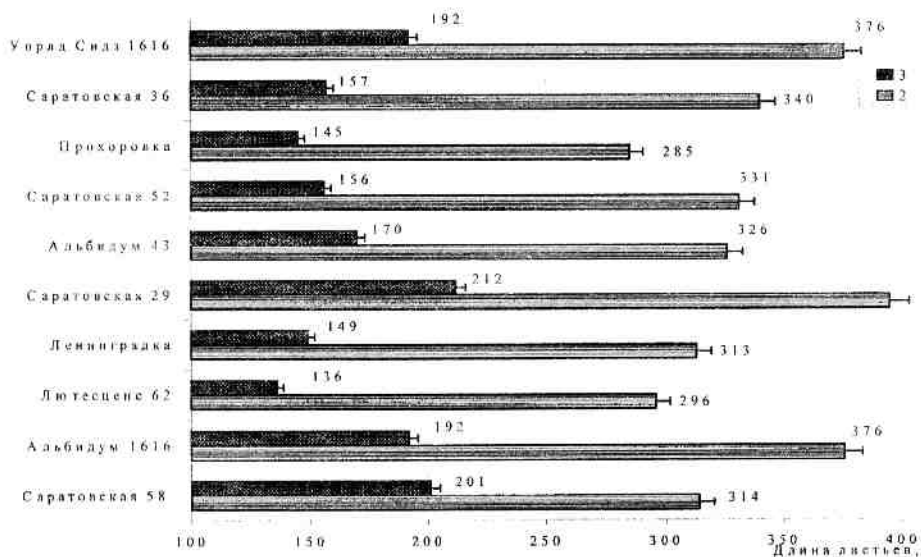


Рис.4. Длина 2 и 3 листьев эмбрионального побега зародыша зерновки сортов *Triticum aestivum*, 2003 г.

большая длина выявлена у Саратовской 29, Саратовской 58, Альбидум 1616 и Уорлд Сидз 1616, меньшая - Лютесценс 62, Прохоровка и Ленинградка (рис.4).

Как отмечено ранее (Степанов, 2001), несмотря на варьирование длины листьев в разные годы репродукции семян, наблюдается устойчивое различие видов и сортов пшеницы по абсолютной и относительной длине первого, второго и третьего листьев зародыша зерновки. В результате, уже с момента посева семян устанавливается определенная величина донорно-акцепторных отношений между метамерами побега разных сортов и видов пшеницы. В дальнейшем, в течение вегетации величина этих отношений может существенно изменяться (Щеглова, Степанов, 2003), что непосредственно отражается в эмбриогенезе зерновок.

Литература

Василевская В.К. Анатомическое строение зародыша и проростка некоторых травянистых растений //Вестник Ленинград. ун-та. Л., 1959. №3. С. 5-19.

Гамалей Ю.В. Надклеточная организация растений //Физиология растений. 1997. Т.44. №6. С. 819-846.

Зубкус О.П. Особенности генерации электрических импульсов растениями //Известия Сибирск. отд. АН СССР. Сер. биол. науки. Новосибирск, 1979. Вып.5/1. С. 120-124.

Полевой В.В. Системы регуляции у растений //Вестник Ленинград. ун-та. Л., 1975. №15. С.104-108.

Полевой В.В. Физиология целостности растительного организма // Физиология растений. 2001. Т.41. №4. С.631-643.

Степанов С.А. Структурные и функциональные аспекты межметамерных отношений в онтогенезе побега яровой пшеницы: Автореферат дисс. ... д.б.н. М., 2001. 39 с.

Строна И.Г. Проблемы семеноведения и семеноводства на современном этапе //Селекция и семеноводство. Киев, 1984. №56. С.85-88.

Щеглова Е.К., Степанов С.А. Донорно-акцепторные отношения метамеров побега в онтогенезе пшеницы //Бюллетень Ботанического сада Саратовского госуниверситета. Саратов, 2003. Вып.2. С.274-280.

Kremer B.P. Mikroskopische und mikrochemische Untersuchungen an Weizenkornern //Mikrokosmos. 1985. Vol.74. N8. P.243 - 249.

Smart M.G., O'Brien T.P. Observations on the scutellum. 2. Histochemistry and autofluorescence of the cell wall in mature grain and during germination of wheat, barley, oats and rye grass //Austral. J. Bot. 1979. Vol.27. N4. P.403-411.