

темноте, а для заложения примордиев и начала роста зародышевых листьев необходим световой сигнал, световосприятие и проведение которого определяет анатомическая структура coleoptilia. Световой поток проводится с высокой точностью в светочувствительные зоны побега, являясь запускающим механизмом деятельности меристем проростка.

ЛИТЕРАТУРА

Касаткин М.Ю., Быховцев Б.Г. Светопроводимость тканей как фактор регуляции ростовых процессов coleoptilia пшеницы. //Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения. - Саратов: ЗАО "Сигма-плюс", 2001.- С. 76-79.

Касаткин М.Ю., Быховцев Б.Г. Организация светопроводящих клеточных структур coleoptilia пшеницы. //Вестник Башкирского университета. - 2001, №2 (II) - С. 76-78.

Мандоли Д., Бригге У. Световоды у растений. //В мире науки.- 1984.- N10.- С. 66-69.

Спивак В.А. Морфогенетическая изменчивость верхушечной почки побега пшеницы и ее зависимость от светового фактора в культуре *in vitro*. //Автореф. дисс...канд. биол. наук - Москва: МГУ, 1994.- 24 с.

Hofmann E., Speth V., Schafer E. Infracellular Localisation of Phytochrome in Oat Coleoptiles by Electron Microscopy: Dependence on Light Pretreatments and the Amount of the Active, Far-Red-Absorbing Form //Planta. 1990. V. 180. P. 372-380.

Madala K., Kopciewicz J. Photoreceptive sites in the photocontrol of oat seedling growth. //Acta soc. bot. pol. 1989. 58, N2. P 229-236.

УДК 581.14+581.143.2

ОСОБЕННОСТИ МОРФОГЕНЕЗА ВЕГЕТАТИВНЫХ МЕТАМЕРОВ ГЛАВНОГО ПОБЕГА TRITICUM AESTIVUM L.

В.В.Коробко, Н.Л.Яхшиян, С.А.Степанов

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Для морфогенеза злаков наиболее существенным, на наш взгляд, является метамерное строение побега и последовательность, в которой формируются элементы каждого метамера. Взаимосвязь метамеров побега и их элементов определяет структурное единство растений (Шафранова, 1980). Одним из проявлений таких взаимосвязей являются донорно-акцепторные отношения как внутри метамеров так и между ними.

В современной физиологии растений одной из актуальных задач становится изучение интеграции функциональных систем, межклеточных взаимодействий в целом растения (Мокроносов, Гавриленко, 1992). В связи с этим представляет интерес исследование межметамерных и межэлементных взаимоотношений внутри метамера в онтогенезе побега пшеницы.

Исследования проводились в полевых условиях селекционного севооборота НИИСХ Юго-Востока в 1994, 1995, 2000 и 2001 годах. Объектом исследования являлись растения яровой пшеницы *Triticum aestivum* L. сортов Саратовская 36, Саратовская 52 и Нададорес, выращиваемые на богаре в пристанционном селекционном севообороте. Отбор проб для морфологических исследований проводился с момента посева зерновок с периодичностью 48 часов до момента цветения.

Морфометрическое изучение органов растения выполнено путем препарирования растений и измерения исследуемых параметров окуляр-микро-метром с использованием МБС-9. Число $n=20$. Абсолютная скорость роста элементов метамеров определялась по формуле $C=L_2 - L_1 / t_2 - t_1$, где L_2 и L_1 - длина исследуемого органа в моменты времени t_2 и t_1 (Williams, 1975).

Анализ донорно-акцепторных отношений в онтогенезе пшеницы проводили на основе определения абсолютно сухой биомассы и линейных параметров частей побега - конуса нарастания, листьев, междоузлий, колоса.

В зрелой зерновке сорта Саратовская 36 зачаточный стебель главного побега складывается из четырех метамеров, состоящих из четырёх листовых зачатков, четырёх зачаточных междоузлий (эпикотиль и меристемы трех будущих укороченных междоузлий) и двух почек боковых побегов. Заложение остальных метамеров побега происходит после всходов одновременно с заложением листовых примордиев. Последовательность роста элементов метамеров главного побега пшеницы представлена на рисунке.

Положение листьев и междоузлий в системе метамеров побега Саратовской 36 определяет особенности их роста. В частности, продолжительность роста элементов метамеров изменяется от нижних метамеров к верхним. Время роста листовой пластинки составляет 28-36 дней, за исключением пластинки восьмого листа, заканчивающего свой рост на 2 дня раньше седьмого. Длительность роста листовых влагалищ последовательно увеличивается от 8 (первый лист) до 26 дней (восьмой лист). Продолжительность роста каждого влагалища метамера на 2-6 дней больше аналогичного значения влагалища нижерасположенного метамера. Данная закономерность характерна и для междоузлий. Рост междоузлий четвертого и пятого метамеров наблюдается в течение 16 и 26 дней, междоузлий шестого и седьмого метамеров - 30-32 дня (рис.).

При изучении ростовых корреляций смежных метамеров, в основе которых лежат донорно-акцепторные взаимоотношения, нами установлено, что растяжение междоузлия вышерасположенного метамера начинается при достижении листовой пластинкой 76-99% от постоянной длины. Исключение составляет колосонесущее междоузлие, растяжение которого соответствует 33% постоянной длины пластинки флагового листа. Как показали предыдущие исследования (Роньжина, Мокроносов, 1994), при достижении растущим листом 1/3-1/2 окончательного размера приток веществ прекращается, и лист постепенно переходит к экспорту собственных продуктов фотосинтеза, что сопровождается рядом функциональных преобразований. Наши исследования показали, что достижение листовой пла-

стинкой $1/3 - 1/2$ части окончательного размера соответствует фазе увеличения абсолютной скорости роста влагалищ соответствующего метамера.

На момент завершения роста пластинки первого листа Саратовской 36 все междоузлия, кроме первого, находятся в эмбриональном состоянии. По окончании роста второго листа заканчивается растяжение клеток междоузлия соответствующего метамера и начинается растяжение вышележащего. Примордий третьего метамера разделяется на пластинку и влагалище. При окончании роста третьего листа наблюдается растяжение междоузлия и влагалища четвертого метамера, заканчивается рост собственных междоузлия и влагалища листа. Растяжение пятого-седьмого междоузлий соответствует окончанию роста пятого листа. Междоузлие пятого метамера достигает постоянной длины к моменту окончания роста седьмого листа, шестого - к моменту окончания роста восьмого листа.

Для большинства метамеров побега начало роста междоузлий в длину наблюдается одновременно или позже момента деления листового примордия соответствующего метамера на пластинку и влагалище. Междоузлия третьего и четвертого метамеров начинают свое развитие на 8-10 дней позже или одновременно (в зависимости от условий вегетации) с моментом деления примордия. Междоузлия пятого и шестого метамеров начинают рост одновременно с влагалищем. Рост междоузлий седьмого и восьмого метамеров отмечен на 8-12 дней позже деления примордия (рис.).

Анализ кривых роста междоузлий Саратовской 36 показал, что растяжение междоузлий совпадает с фазой увеличения значений абсолютной скорости роста пластинки листа соответствующего метамера. При этом фаза завершения роста листовой пластинки соответствует фазе увеличения абсолютной скорости роста соответствующего междоузлия. Установлено, что первый максимум кривой скорости роста пластинки совпадает с аналогичным максимумом на кривой скорости роста влагалища нижерасположенного метамера, а второй - с первым максимумом на кривой роста собственного влагалища и предыдущего метамера. В период увеличения скорости роста пластинки до первого максимума наблюдается начало вытягивания влагалища этого метамера.

Наименьшие максимальные значения абсолютной скорости роста отмечены у междоузлий второго и третьего метамеров - 0,14 мм/день. У вышерасположенных междоузлий наблюдалось последующее увеличение значения: для четвертого - 1,1 мм/день, для колосонесущего - 62 мм/день (средние значения за два года исследований). Аналогичная особенность отмечена ранее для сортов Саратовская 29, Лютеценс 758, Диамант, Ленинградка и Харьковская 46 (Захарченко, 2000). Однако, подобная закономерность для пластинок и влагалищ не выявлена. Одним из объяснений данного факта может служить особенности функциональной организации интеркалярных меристем у исследуемых элементов метамера.

Известно, что размеры интеркалярной меристемы междоузлий, расположенной в виде пояса между окончившими рост клетками, увеличиваются от нижних междоузлий к верхним за счет расширения зон недифференцированных клеток

(Федоров, 1980). Исключение составляют междоузлия двух метамеров, расположенных над эпикотилем, где интеркалярный период роста отсутствует. Одновременный рост листовых влагалищ и междоузлий в двух метамерах над эпикотилем можно объяснить отсутствием интеркалярной меристемы.

Смещение периодов роста вышерасположенных междоузлий относительно других частей метамеров, показанное на рис., и последовательное увеличение продолжительности их роста обусловлено увеличением периодов интеркалярного роста.

Незначительные различия по величине донорно-акцепторных отношений в начале онтогенеза побега сортов пшеницы в дальнейшем проявляются более выражено; рубежным в этом плане является развитие четвертого и пятого листьев побега.

Изменение абсолютных значений развития донорных или акцепторных структур, что может наблюдаться в разных условиях вегетации или в результате экспериментального нарушения структур sink и source, отражается на балансе донорно-акцепторных отношений в онтогенезе пшеницы, способствуя созданию другого оптимума этих отношений. Например, в случае удаления пластинки первого листа величина донорной функции достигает менее 5%, тогда как акцепторная функция выше расположенных листьев и конуса нарастания побега резко возрастает. На момент окончания роста второго листа величина значений функций sink и source сравнима с контрольными растениями, однако в последующем величина донорной функции опытных растений может существенно уменьшаться на фоне увеличения акцепторной функции всего побега.

Изменение площади листьев способствует изменению акцепторной функции следующего, ближайшего к source, листа. По данным за 1994 год в момент окончания роста первого листа акцепторная функция второго листа достигала у Саратовской 36 69,3%, тогда как в 1995 году - 93,6%. В дальнейшем может наблюдаться уменьшение или возрастание акцепторной функции листа, смежного с донорным листом. При удалении пластинки первого листа акцепторная функция третьего и последующих листьев последовательно уменьшалась, достигая минимума у шестого и восьмого листьев. Установлено, что уменьшение площади пластинки первого листа оказывает большее угнетающее влияние на акцепторную функцию последующих растущих листьев, чем в случае удаления третьего и четвертого листьев побега пшеницы.

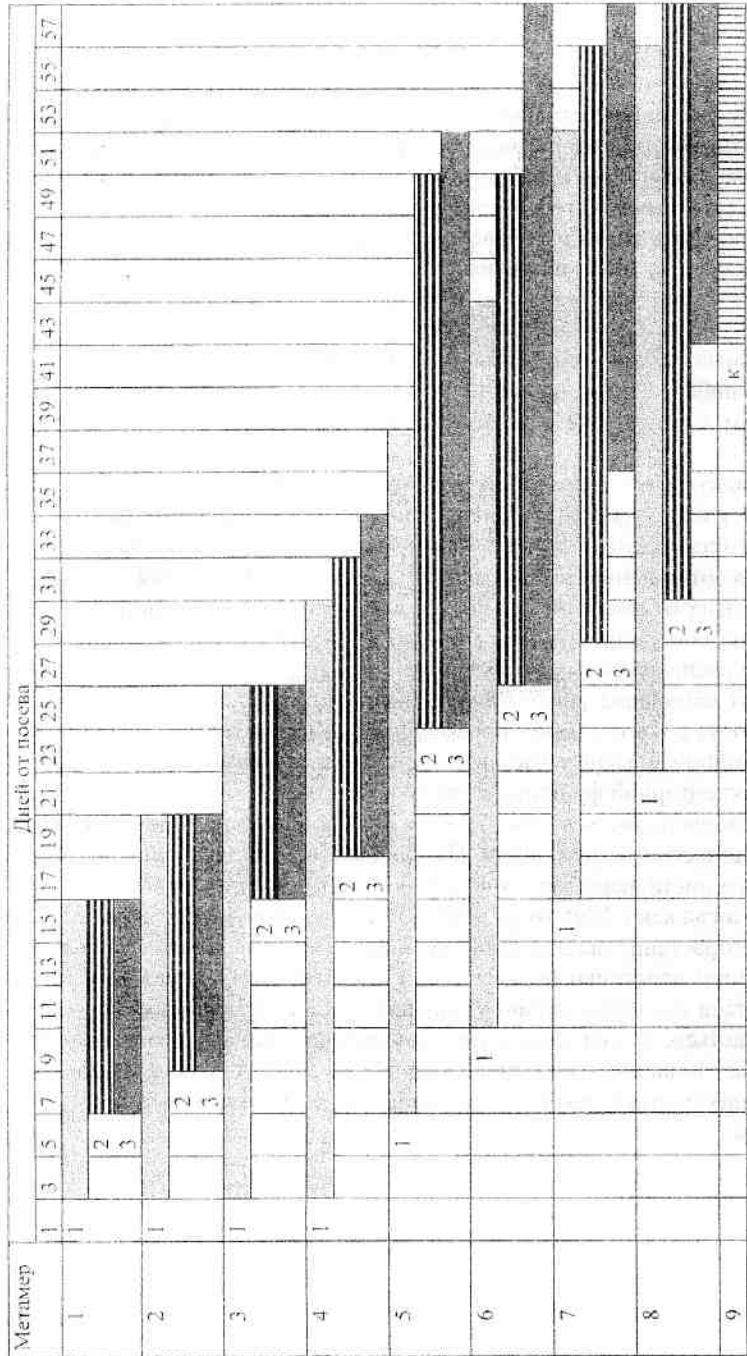


Рис. Сроки и продолжительность роста элементов метамеров яровой пшеницы Саратовская 36 (в среднем за два года). 1- листовая пластинка, 2- листовое влагалище, 3- междоузлие, к- колосоножка.

Наблюдается различие в реакции сортов на изменение площади листьев по балансовой величине донорно-акцепторной функции в онтогенезе побега пшеницы, по акцепторной функции конуса нарастания и генеративной зоны побега, по акцепторной функции следующего за листом-донором растущего листа.

Изменение площади листьев и, следовательно, величины донорно-акцепторных отношений между метамерами растущего побега пшеницы отражается на формировании популяции растений, имеющих разное число листьев на стебле, на развитии листьев (длины пластинки и влагалища, их доли от общей длины листа) и боковых побегов, а также на развитии колоса. При этом, каждому сорту присуща своя норма реакции на уменьшение площади листьев.

Таким образом, в онтогенезе побега пшеницы части метамеров и сами метамеры находятся в постоянных донорно-акцепторных взаимоотношениях, характер которых обуславливает формирование побега. Наблюдения за формированием листьев позволяют судить о росте элементов каждого метамера и морфогенезе побега в целом. Очевидно, различный характер роста пластинки, влагалища и междоузлий побега способствует увеличению пластичности сорта, а динамичный баланс донорно-акцепторных отношений в онтогенезе побега пшеницы является ведущим фактором продуктивности растений при складывающихся агроклиматических условиях.

ЛИТЕРАТУРА

Захарченко Н.А. Пространственно-временная организация роста надземных вегетативных метамеров главного побега пшеницы: Автореф. ... дисс. канд.биол.наук.- Москва, 2000. - 23 с.

Мокроносков А.Т., Гавриленко В.Ф. Фотосинтез: физиолого-экологические и биохимические аспекты. - М.: МГУ. -1992. - 320 с.

Роньжина Е.С., Мокроносков А.Т. Донорно-акцепторные отношения и участие цитокининов в регуляции транспорта и распределения органических веществ в растениях // Физиология растений. - 1994. - Т.41. - №3. - С. 448-459.

Федоров Н.И. Продуктивность пшеницы. Саратов: Приволж. кн. изд-во, 1980. - 176 с.

Шафранова Л.М. О метамерах и метамерности у растений // Журнал общей биологии. М., 1980. - Т.41. - №3. - С. 437-447.

Williams R. T. The shoot apex and leaf growth: a study in quantitative biology. L., N.Y.: Gamb. Univ. Press, 1975. 256 p.