

К ВОПРОСУ О РОЛИ МЕХАНИЧЕСКИХ НАПРЯЖЕНИЙ В РЕГУЛЯЦИИ
ГИСТОГЕННЫХ ПРОЦЕССОВ

С.А.Степанов

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Согласно существующим представлениям (Быховцев, 1976; Коломыцев, 1978; Brown, Sax, 1962; Lintilhac, Vesecky, 1984), направленность формообразовательных процессов в органах растений определяется деятельностью меристем или клеток, обладающих потенциальной способностью стать ими.

Как показали проводимые нами исследования, наложение эластичного давящего кольца на стебель тополя вызывает морфологические и анатомические изменения в его структуре, характер которых соответствует некоторым ранее высказанным мнениям о роли механического давления в регуляции роста и дифференциации тканей (Синнот, 1963; Коломыцев, 1969; Дьюкар, 1978; Lintilhac, 1974). Внешним проявлением механического воздействия в эксперименте являлось образование сужения на участке наложения эластичного давящего кольца.

Определение диаметра стебля тополя в зоне давления, ниже и выше этой зоны свидетельствует о значительном его уменьшении под влиянием механического давления (рис.1). Уменьшение диаметра стебля в зоне давления вызывает появление срезающих усилий на границе действия эластичной пленки. В этих участках побега, в соответствии с теорией безмоментного состояния органов растений и распределением согласно этому механических напряжений (Быховцев, 1976), на границе действия эластичной пленки изменяется направленность (вектор) внутренних сил. Морфологически эти изменения проявляются в образовании каллюсовых наплывов.

Несмотря на условность контролирования величины давления эластичной пленки, что зависело от числа её слоев и толщины стебля, отмечались несущественные, на наш взгляд, отклонения от принципиальной морфологической картины этого воздействия: больший или меньший диаметр побега в зоне давления, различные размеры каллюсовых наплывов, изменение соотношения размеров побега выше и ниже зоны давления (рис.1).

Наблюдаемое внешнее выражение воздействия механического давления проявляется и во внутренней, анатомической структуре стебля. Анализ поперечных срезов стебля контрольных и опытных растений выявил резкие различия между ними. Абсолютные величины коры, древесины и сердцевины в зоне давления во всех анализируемых случаях меньше, чем выше и ниже зоны давления; например, в зоне давления размеры коры составляют 450 мкм, в то время как выше и ниже этой зоны её размеры значительно больше - соответственно 549 мкм и 823 мкм. Также существенно отличаются и абсолютные величины развития древесины; в

частности, её размеры в зоне давления составляют 930 мкм, выше и ниже зоны давления - соответственно 1069 мкм и 1173 мкм (рис. 2).

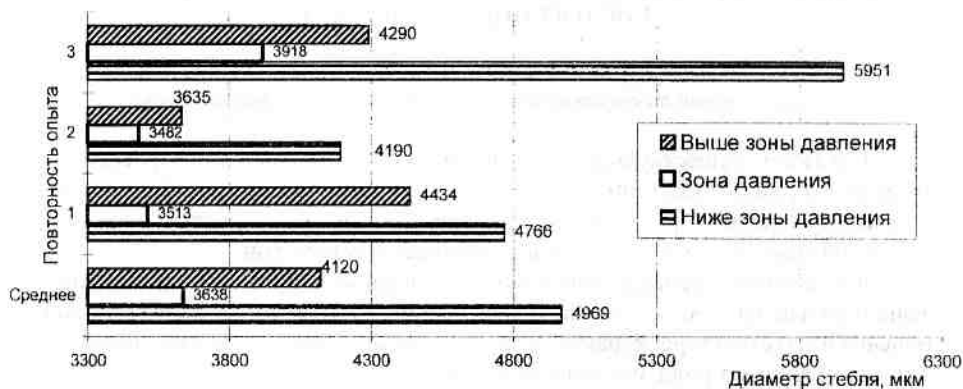


Рис. 1. Изменение диаметра стебля *Populus nevirubens* под влиянием механического давления

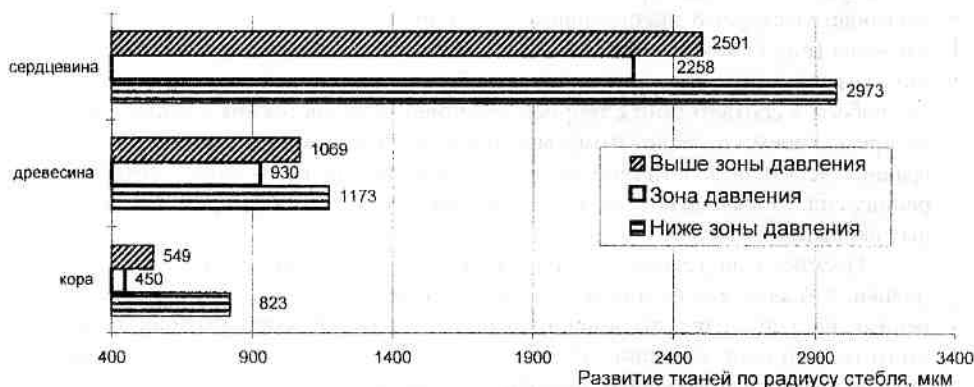


Рис. 2. Радиальные размеры тканей стебля *Populus nevirubens*

Наряду с уменьшением абсолютных величин коры и древесины стебля *Populus nevirubens* в зоне механического давления, наблюдаются изменения соотносительного развития этих комплексов тканей; определение отношения древесины к коре показало, что в зоне давления происходит существенное увеличение размеров древесины относительно коры. В частности, среднее значение отношения древесина/кора в зоне давления составляет 2,28, выше зоны давления - 2,05, ниже зоны давления - 1,63, т.е. отмечается наименьшее значение относительно первых двух случаев. По повторностям опыта наблюдается такая же закономерность:

большее значение отношения древесина/кора - в зоне давления, меньшее - выше зоны давления, ещё меньше - ниже зоны давления (рис.3).

Под действием механического давления в коровой части стебля тополя отмечается сильная деформация тканевых структур, образующих «волно-образные» изгибы по окружности стебля, следствием которых является различие в толщине коры на отдельных его участках в зоне давления; большая величина коры наблюдается в зоне расположения групп волокон твердого луба. Наиболее существенная деформация характерна для клеток мягкого луба, что определяется, очевидно, меньшим развитием их клеточных стенок. На многих исследуемых участках стебля в зоне давления деформация клеток мягкого луба настолько существенна, что на продольных и поперечных срезах выделение его элементов становится проблематично.

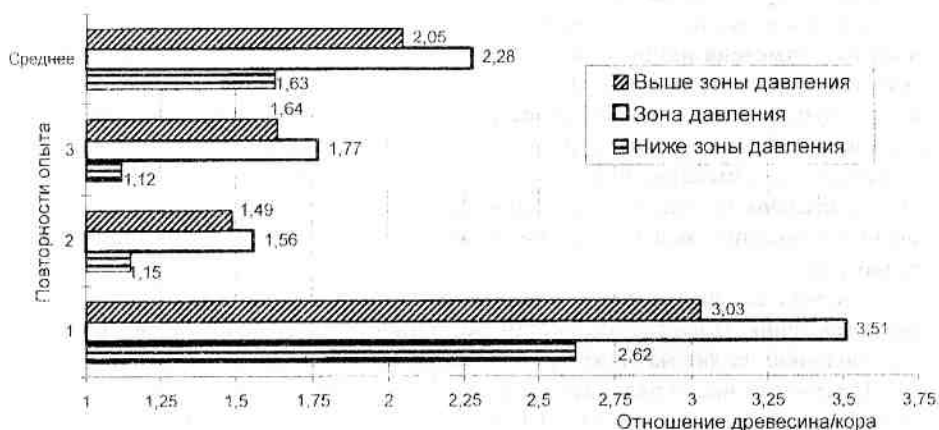


Рис. 3. Отношение радиальных размеров древесины и коры стебля в опытных побегах *Populus nervirubens*

Изменение структуры стебля под воздействием давления связано, прежде всего, с деятельностью образовательных тканей - камбия и феллогена. Эти изменения касаются как пространственной направленности их функции, так и активности формирования отдельных типов тканей.

Изменение пространственной направленности деления клеток камбия можно установить, исследуя участки стебля, находящиеся на границе приложения механического давления. Для этой части стебля наиболее характерно изменение активности межпучкового (лучевого) камбия. В частности, в зоне каллуса из-за деятельности этого камбия образуется значительное количество примерно одинаковых по величине паренхимных клеток, располагающихся на участках лубяных лучей коры стебля. Эти клетки преимущественно и определяют увеличенные размеры стебля в зоне каллуса. Кроме того, на поперечных срезах заметно, что клетки

лубяного луча в зоне давления имеют прямоугольную паренхимную форму, тогда как в зоне каллуса эти же клетки имеют преимущественно шарообразную форму, располагаясь беспорядочно.

Твердый луб в зоне давления представлен меньшим числом слоев. При этом изменился и характер расположения волокон твердого луба, чаще всего это не овальные по форме группы клеток на поперечных срезах, а более округлые и реже расположенные. В местах образования каллюсов на побегах *P. neriifolens* - выше и ниже зоны давления - отмечены зоны скопления склереидных клеток. Примечательно, что образование склереид в каллусе инициируется и в случае поранения побега тополя; в частности, при повреждении побега *Populus neriifolens* градом нами отмечено дифференциация склереид из части клеток каллуса. Подобное явление наблюдалось F.H. Wilbur, I.L. Riobel (1971) в культуре клеток *Pelargonium hortorum* в случае, когда они помещались в конические формы, ограничивающие рост числа клеток; вслед за дифференциацией склереид из типичных клеток каллуса ими отмечена инициация мелких паренхимных клеток с примыкающими к ним клетками, содержащих крахмал. Можно предположить, что наряду с механической функцией, склереидам свойственна и другая функция, имеющая отношение к направленности дифференциации прилегающих к ним клеток.

Некоторые изменения в пространственном положении клеток наблюдаются и в зоне деятельности феллогена. Наиболее существенным проявлением влияния внешнего давления является неоднородность расположения клеток, производных феллогена.

Производные феллогена существенно изменяют свою структуру под влиянием давления. В частности, клетки феллемы в зоне давления имеют более тонкие оболочки, их форма может резко отличаться в зависимости от местоположения. Изменяется число рядов клеток феллемы по радиусу стебля - вместо четырех-пяти клеток в контроле, в зоне давления отмечается один ряд, подстилающий эпидермис. Феллодерма в зоне давления может быть представлена не одним, что наблюдалось у контрольных растений, а двумя и более рядами клеток по радиусу поперечного среза стебля. Большее число рядов феллодермы обычно отмечается в местах перехода от узкого участка коры к более широкому. На границе от зоны давления к выше и ниже расположенным зонам наблюдается увеличение числа производных феллогена - феллемы и феллодермы. Подобная реакция со стороны феллогена на прилагаемое механическое давление отмечается только в том случае, если наложение полиэтиленового кольца на стебель осуществляется не позднее начала развёртывания листьев. В случае, если полиэтиленовое кольцо накладывается в более поздние сроки, феллоген усиленно продуцирует клетки феллодермы, образующих обширные участки по периметру коры стебля; число слоев феллемы сокращается до 1-2 шт. Таким образом, для феллогена характерна различная реакция на механическое давление в зависимости от состояния побега, что свидетельствует о различном физиологическом статусе феллогена, уровне компетентности в специализации того или иного типа клеток.

В колленхиме коры под влиянием давления клетки удлиняются в тангентальном направлении. Число рядов колленхимы уменьшается, более выражено - в узких участках коры.

Иной тип существенных изменений в строении производных феллогена и состоянии самого феллогена отмечается в зоне стебля, находящейся на границе давления эластичной пленки и каллюса побега. В этой зоне увеличивается число рядов феллемы и феллодермы, что несвойственно, особенно последнее, строению стебля контрольных растений. На продольных срезах стебля было установлено, что первоначально увеличивается число рядов феллодермы, а на большем удалении от давящей пленки увеличивается и число рядов феллемы.

Анализ структуры ксилемных производных камбия показал, что процесс их дифференциации в зоне давления более устойчив и касается только некоторых сторон. Прежде всего это незначительное одревеснение и мелкоклеточность, что можно наблюдать, рассматривая поперечные срезы стебля в поляризованном свете. Зона древесины, прилегающая к камбию, в этом случае дает очень слабый поляризационный эффект - слабое свечение. Однако по выходе из зоны давления - выше и ниже её, клетки ксилемной паренхимы, волокна существенно утолщаются, их клеточные стенки многослойны. Изменяется также характер расположения сосудов - весенний тип расположения сосудов характерен для всех слоев древесины стебля в зоне давления.

В зоне давления отмечена активация деления клеток сердцевины и изменения их физиологического состояния по сравнению с контрольными растениями. Свидетельством этому является увеличение числа клеток с крупным ланцетовидным ядром, с гранулированной, хорошо прокрашиваемой гематоксилином протоплазмой.

Таким образом, при механическом давлении эластичной пленки на стебель побега тополя изменяется его анатомо-морфологическая структура, определяемая характером реакции образовательных тканей и их производных на прилагаемое воздействие.

ЛИТЕРАТУРА

Быховцев Б.Г. Образовательные ткани- регуляторы безмоментного состояния органов растения // Математическая теория биологических процессов. - Калининград, 1976. - С.213-215.

Дьюкар Э. Клеточные взаимодействия в развитии животных. - М.: Мир, 1978. - 330 с.

Коломыцев Г.Г. Напряжение тканей в стебле двудольного растения // Бот. журнал. 1969. - Т.54. - №8. - С.13-19.

Коломыцев Г.Г. Динамика роста и формирования. Задачи и материалы исследования // Вестник ЛГУ. - Л., 1978. - №9. - С.46-57.

Синют Э.В. Морфогенез растений. М.: Иностран. лит-ра, 1963. - 603 с.

Brown C.L., Sax K. The influence of pressure on the differentiation of secondary

tissues // Amer. Jour. Bot. 1962. V.49. P.683-691.

Lintilhac P.M. Differentiation, organogenesis and the tectonics of cell wall orientation. 3.Theoretical considerations of cell mechanics// Amer.J.Bot. 1974. Vol.61. P.230-237.

Lintilhac P.M.,Vesecky T.B. Mechanical stress and cell wall orientation in plants. 2.The applications of controlled directional stress to growing plants with a discussion of the nature of the wound reaction // Amer.J.Bot. 1984. Vol.68. P.1222-1230.

Wilbur F.H., Riobel I.L. The role of interaction in the growth and differentiation of Pelargonium hortorum cells in vitro. 2. Cell interaction and differentiation // Bot. gaz. 1971. 132/31. P.193-202.

УДК 501.14:634.11(470.44)

ВЛИЯНИЕ ПОЧВЕННОГО СУБСТРАТА НА УКОРЕНЯЕМОСТЬ ЗЕЛЕННЫХ ЧЕРЕНКОВ КЛОНОВЫХ ПОДВОЕВ ЯБЛОНИ

Н.А. Спивак, В.А. Спивак

*Саратовский государственный аграрный университет им. Н.И. Вавилова
Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского*

Роль окружающей среды в процессе укоренения зеленых черенков сложно переоценить. Воздушное пространство с определенным уровнем влажности, температурой, газовым составом и освещенностью, а также корнеобитаемая среда или субстрат, имеющий собственный тепловой, газовый, минеральный и водный режимы - все это способно обеспечить и создать необходимые условия для быстрого включения регенерационных ризогенных процессов.

Механический состав и физико-химические свойства субстрата создают среду, в которой осуществляются процессы заживления травмированной поверхности и происходит восстановление корневой системы. В этой связи роль субстрата особенно возрастает. На первом этапе укоренения важными являются факторы, способствующие заживлению раневой поверхности и поддержанию черенка в функционально активном состоянии: плотность, аэрируемость, водоудерживаемая способность субстрата. С образованием каллуса и переходом камбия к ризогенезу ведущими становятся физико-химические свойства субстрата: водоудерживающая способность, рН, ионный и минеральный состав, - обеспечивающие развитие корней.

В условиях жесткопромывного водного режима, при котором происходит быстрое вымывание солей, даже при регулярном внесении подкормок сложно регулировать содержание основных минеральных элементов и рН в субстрате. Однако их уровень в среде может значительно повлиять на конечный результат укоренения зеленых черенков (Вальтер, 1968). Одним из эффективных приемов создания оптимальных условий для культивирования черенков является подбор со-