

Глушцов Н.М. Агрохимическая лаборатория овощевода. - М.: Росагропромиздат, 1989. - 192 с.

Потапов В.А., Пчелинцев А.С. Объемная пленочная теплица // Садоводство и виноградарство. - N3. - 1988. - С. 15-17.

Кренке Н.П. Хирургия растений (травматология). - М.: Новая деревня, 1928. - 658 с.

Турецкая Р.Х. Анатомо-физиологические изменения в черенках некоторых плодово-ягодных растений в процессе укоренения // Физиол. раст. - 1956. - Т.3. - N2. - С. 142-148.

Крылова И.И. Эффективность форм азотных удобрений при зеленом черенковании // Агротехника и сортоизучение плодовых культур. - М.: Изд. НИЗИСНП, 1985. - С. 69-75.

УДК - 633.11: 581.1: 001. 57

## ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ МОДЕЛИ ВЕГЕТАТИВНОЙ ПОЧКИ ПШЕНИЦЫ: 1. СТРУКТУРНЫЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ АЛГОРИТМЫ

В.А. Спивак, Б.Г. Быховцев

*Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского*

Почка, по определению Шюппа (Schupp, 1938) - это ростовая единица, объединяющая рост собственного конуса нарастания и молодых фитонем (фитомеров) и являющаяся высшей степенью формообразования. Это определение подчеркивает сложность организации верхушки вегетативного побега пшеницы. Известно, что от строения вегетативной почки и хода развития формирующихся в ней структур и элементов во многом зависит будущий облик взрослого растения (Серебрякова, 1971). Таким образом, становится очевидной важность исследования механизмов регуляции развития почки.

Последовательная смена морфогенетических программ, высокая степень развития составляющих структур, их элементов, автономность и самоорганизация почки пшеницы - все это свидетельствует о том, что организму приходится решать сложные задачи. Однако проследить всю последовательность совершающихся событий и выявить их взаимосвязь с процессами, определяющими морфогенез почки на различных уровнях организации - проблема очень сложная.

Успешное решение задач такого рода становится возможным с привлечением методов системного анализа, одним из которых является моделирование (Новосельцев, 1978). Использование принципов и подходов моделирования при изучении вопросов, связанных с регуляцией развития вегетативной почки, позволяет не только преодолеть фрагментарность имеющихся сведений с целью объединения разрозненных фактов в единое целое, но и прогнозировать реакцию составляющих ее структур на изменяющиеся условия среды.

Данная работа представляет собой первый этап на пути к разработке ин-

формационной модели регуляции деятельности образовательных тканей в идеальной вегетативной почке пшеницы.

Для объяснения функционирования структур почки мы использовали известную модель регуляторного контура (Савостьянов, 1971), представленную в упрощенном виде на рис.1. На клеточном уровне этот контур функционирует следующим образом.

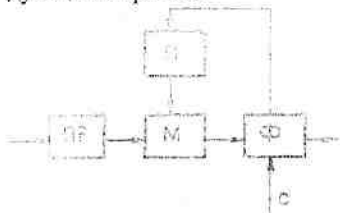


Рис.1 Блок-схема обобщенного регуляторного контура почки. ПР - преобразователь; М - модулятор; П - память; Ф - фенотип; С - стрессор

Продукты метаболизма, представленные соотношением углерод/азот (C/N) поступающие в преобразователь (например, митохондрия), кодируются цитоплазматическим комплексом клетки в энергию химических связей, понятных данной системе (например, АТФ, НАДФ и др.), и поступают в модулятор (роль которого выполняют рибосомы), воспринимающий одновременно информацию из памяти (из генома в виде и-РНК). Входной сигнал в соответствии с информацией, поступающей из памяти, изменяется, и в модуляторе устанавливается необходимая размерность совершаемого действия. Качество регулируемого действия фиксируется датчиками управляемого объекта, запечатляясь в структуре фенотипа (элементе метамера).

Управляемый объект - ткани конуса нарастания, а также метамер - подвергается возмущающему воздействию среды (стрессора), в результате чего на нем создается функциональная нагрузка, переводящая систему на новый режим деятельности (например, возрастает потребность в клеточном материале при формировании листового примordia). По каналу обратной связи сигнал об этом поступает в блок памяти, который, изменяя активность функционирующей структуры, вновь вводит систему в заданный режим.

Блок-схема представленного контура лишь в самом общем виде описывает принцип регуляции формообразовательных процессов. Модель же структурных компонентов почки пшеницы, способная адекватно отразить регуляцию осуществляющегося в ней морфогенеза, должна быть более сложной. Помимо "памяти" с набором различных программ она должна обладать способностью выбирать необходимые программы в соответствии с характером среды, то есть, быть самоорганизующейся.

Таким образом, исследование механизмов деятельности меристем почки

прежде всего сводится к выяснению принципов организации и правил функционирования рассматриваемой системы.

Анализ имеющихся литературных и собственных данных позволил нам сформулировать положения, на основе которых может быть построена модель почки пшеницы.

1. Структурная организация главной "закрытой" вегетативной почки пшеницы представлена конусом нарастания и тремя-четырьмя метамерами. "Емкость" почки (число метамеров) - величина постоянная для сорта и отражает состояние в ней метамеров (Серебрякова, 1971).

2. Из многочисленных определений морфогенеза растений (Синнот, 1963; Эзау, 1980) следует, что основой его являются процессы роста и дифференциации, генетически запрограммированное и скоординированное чередование которых приводит к изменению формы структур любого уровня - клеточного, тканевого, органного (рис.2).

3. Конус нарастания в системе почки является уникальным компонентом. При сравнительно простой анатомо-морфологической организации он выполняет важные физиологические функции и представляет собой сложнейший регуляторным контур в цепи метамерных блоков. Конус, поддерживая структурную организацию почки и ритмичность происходящих в ней процессов, через механизм апикального доминирования осуществляет регуляцию роста и дифференциацию метамеров с момента их заложения до выхода из состава почки.

Им выполняется две программы: 1) недетерминированный собственный рост; 2) формирование детерминированного элемента - инициального кольца. В обоих случаях он затрачивает минимум энергии при максимуме эффективности, что также является доказательством его главенствующего положения в апексе.

Среди формирующихся метамеров почки особое место занимает первый - онтогенетически старший, максимально удаленный от конуса нарастания и превосходящий по организации все другие метамеры. От деятельности элементов первого метамера, в частности, развития листового примордия, зависит переход проростка на автотрофный тип питания, а, следовательно, и активность ростовых процессов в почке.

Пространственное положение конуса нарастания и первого метамера в почке позволяет рассматривать их в последовательной цепи блоков как "входных" регуляторных контуров (первичных приемников информации окружающей среды). Расположенные между ними формирующиеся метамеры являются "внутренними". Их деятельность в значительной степени зависит от поступающей информации из "входных" контуров, состава метаболитов и возмущающего воздействия среды - стрессора.

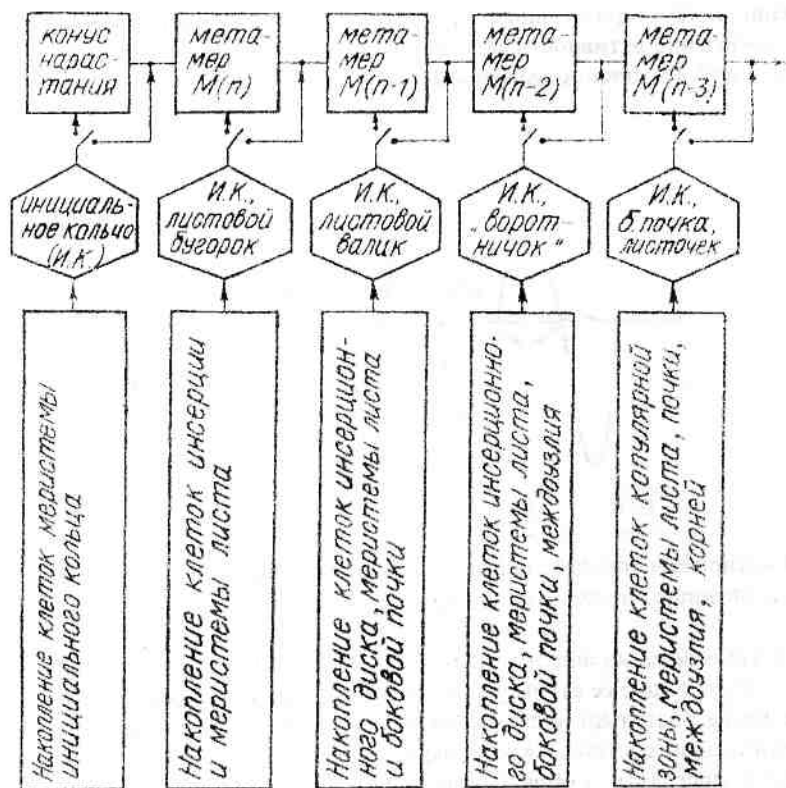


Рис. 2. Блок-схема структурной организации главной вегетативной почки пшеницы.

4. Образовательные ткани почки в течение пластохрона проходят два пика ростовой активности: максимальный и минимальный. "Меристематическая активность и явления дифференциации перекрывают друг друга, поэтому завершение дифференциации в разных системах ткани происходит не одновременно" (Летунов, 1967). Деятельность меристем в конусе практически состоит из одного процесса - роста. В клетках и тканях базального метамера подавляющее преимущество имеет дифференциация. Если принять возникновение инициального кольца за начальный акт дифференциации, усиливающейся в последующих метамерах, а рост - как процесс затухающий по мере дифференциации, то можно представить, как они распределяются в каждом структурном блоке почки. С нашей точки зрения, выражение обоих процессов в виде затухающих синусоидных кривых, направленных навстречу друг другу, наглядно отражает реальную картину их рас-

пределения в структурных блоках почки (рис. 3). Считается (Волотовский, 1992), что распределение активности по волновому принципу является наиболее оптимальным и информационно выгодным.

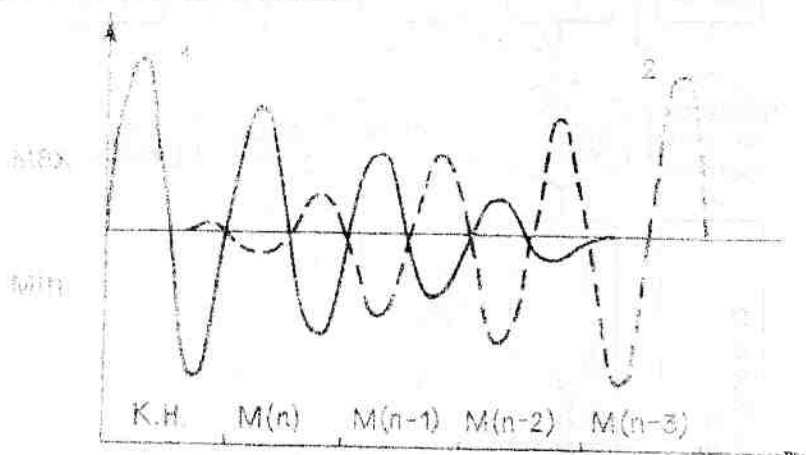


Рис. 3. Соотношение процессов роста (1) и дифференциации (2) в "закрытой" почке побега пшеницы в течение пластохрона

5. На основании анализа онтогенеза вегетативной почки можно предположить, что образующие ее структуры в клеточной "памяти" имеют набор программ, которые последовательно включаются по мере изменения качественного уровня (дифференциации) системы. Конус нарастания выполняет только одну детерминированную программу - образование "инициального кольца" с последующим самовоспроизведением. Теоретически он способен воспроизводить собственную организацию неограниченное число раз, оставаясь при этом функционально неизменным, тогда как число органогенных программ метасмеров и продолжительность функционирования их собственных меристем строго детерминированы. В норме число программ реализуемых метамером фиксировано и составляет - 5: формирование листа, узла, почки, междоузлия, корня.

6. Меристематические клетки "инициального кольца" в иерархии развития органогенных зон роста занимают особое место, поскольку являются исходным материалом для образования меристематических локусов будущих органов метамера.

7. В процессе развития метасмеров положение органогенных зон строго детерминировано. Особая роль в этом процессе принадлежит ранее заложившимся дифференцирующимся структурам, поскольку возникновение очередного листового примордия на инициальном кольце скоординировано предыдущими структурами, а местоположение последующих органов на формирующемся метамере ориентировано относительно центральной оси самого листового примордия.

8. Анатомический анализ вегетативной почки зародыша пшеницы позволяет заключить, что образование зон меристематической активности - четко скоординированный во времени процесс. Так, инициальное кольцо возникает менее чем за пластохрон, для зоны роста листового примордия требуется один пластохрон, на образование локуса латеральной почки - два, интеркалярной меристемы - три, меристемы корня - четыре.

9. Такое управление находится под влиянием, по крайней мере, двух факторов воздействия, исходящих со стороны цитоплазматических структур, о чем свидетельствуют опыты по пересадке почки на каллусную ткань, и со стороны внешней среды (Синнот, 1963).

10. Роль листового примордия в почке особенно высока, поскольку он является аттрагирующим высокоспециализированным органом, осуществляющим сборку, запуск и функционирование фоторегулируемых систем. Более того, с его возникновением включается механизм отсчета времени развития метамера. Процесс дифференциации клеточных структур в листовом примордии наступает раньше где-либо в метамере. У пшеницы возникновение проводящих тканей отмечается уже во втором от апекса примордии (Серебрякова, 1971).

11. Меристематические клетки почки пшеницы обладают компетентностью к световому фактору благодаря наличию в них пигмента - фитохрома. Известно (Волотовский, 1992), что фоторегуляторные механизмы располагаются в специализированных клеточных структурах, поэтому следует допустить, что формирующиеся органы уже вначале своего развития различаются по степени их дифференциации и функциональной активности. Более того, все пигменты следует разделить на универсальные (принадлежащие всем клеткам - фитохром) и специальные (к ним относится хлорофилл и пигменты образующие с ним единый фотосинтетический комплекс, а также антоцианы и др.).

12. Ритмичность ростовых процессов в почке осуществляется последовательным включением программ. Запуск очередной программы возможен по истечении определенного временного интервала, когда переход к недетерминированному развитию органа исключен. Повторные деления в структурах происходят только после перехода системы на новый качественный уровень (Боннер, 1967).

13. Развитие состоит из нескольких серий таких взаимно обусловленных включений меристематических тканей. После каждой серии, очевидно, наступает период компетентности очередных меристем. На этом среда способна оказывать влияние на поведение следующей группы меристематических тканей "посредством длинной цепи индукционных воздействий, приводящей всякий раз вначале к лабильной детерминации" (Ростовцева, 1984). Однако инициальные клетки остаются некомпетентными ко всякого рода факторам до тех пор, пока не завершат начатую программу. В результате перехода клеток к выполнению определенной программы блокируются их "сенсорные" системы, воспринимающие сигналы из внешней среды, что ведет к реализации цели (Савостьянов, 1971).

14. В случае нарушения целостности структуры (в результате поврежде-

ния) образовательные ткани метамера способны перейти к недетерминированному росту, образуя каллусную ткань и обретая эмбриональные свойства. При этом организованный рост тканей в почке приостанавливается до прекращения каллусогенеза и восстановления компетентности клеточных структур к факторам среды. Восприимчивость к факторам среды приводит к заложению в каллусах органогенных меристематических локусов, и с этого момента организованный рост возобновляется.

15. Запуск генетических программ осуществляется специфическими физико-химическими факторами, а ориентация в пространстве создается полярностью, в основе которой лежат прежде всего мембранные процессы. Однако принципы, лежащие в основе образования специфических форм каждого организма и его частей остаются малоизученными. Большинство исследователей принимают три наиболее распространенные, получившие экспериментальное подтверждение теории, составляющие основу морфогенеза: "эффект положения, массы и плоскости деления" (Полевой, 1984).

Таким образом, перечисленные предпосылки к построению модели почки позволили сформулировать некоторые положения о функционировании отдельных блоков регуляторных контуров почки и перейти к исследованию в них информационных связей. Для этого необходимо будет выяснить следующее: какова структура блока и правила функционирования составляющих его элементов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Боннер Дж. Молекулярная биология развития. - М.: Мир, 1967. - 179 с.
- Вологовский И.Д. Фитохром - регуляторный фоторецептор растений. - Минск: Наука і тэхніка, 1992. - 168 с.
- Легунов Ю.П. О некоторых инженерных достоинствах "биологических" (однородных) схем// Вопросы бионики. - 1967. - С. 197-203.
- Новосельцев В.Н. Теория управления и биосистемы: Анализ сохранительных свойств. - М.: Наука, 1978. - 319 с.
- Полевой В.В. Роль ауксина в регуляции роста и развития растений// Гормональная регуляция онтогенеза растений. - М.: Наука, 1984. - С. 87-100.
- Ростовцева З.П. Рост и дифференциация органов растений (Апикальное нарастание и органогенез). - М.: Изд. Моск. ун-та, 1984. - 153 с.
- Савостьянов Г.А. О моделировании процессов дифференциации идеальной клетки и о дифференциации как адаптационном акте такой клетки// Цитология. - 1971. - Т.ХІІІ, №3. - С.265-277.
- Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. - М.: Наука, 1971. - 360 с.
- Синнот Э. Морфогенез растений. - М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1963. - 604 с.
- Уоринг Ф., Филлипс И. Рост растений и дифференцировка. - М.: Мир, 1984. - 512 с.
- Эзау К. Анатомия семенных растений. - М.: Мир, 1980. -Т.1-2. - 558 с.