

Министерство образования и науки Российской Федерации
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«САРАТОВСКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ Н. Г. ЧЕРНЫШЕВСКОГО»


Кафедра микробиологии и физиологии растений

**Физиологические аспекты интеграции побега и корневой системы
растений**


АВТОРЕФЕРАТ МАГИСТЕРСКОЙ РАБОТЫ

Студента 2 курса 241 группы направления 06.04.01
«Биология», биологический факультет, кафедра
микробиологии и физиологии растений
Страпко Андрея Михайловича

Научный руководитель:
Зав. кафедрой микробиологии
и физиологии растений про-
фессор, доктор биол. наук

 19.06.17 С. А. Степанов
(подпись, дата)

Зав. кафедрой микробиологии
и физиологии растений про-
фессор, доктор биол. наук

 19.06.17 С.А.Степанов
(подпись, дата)

Саратов 2017

Введение

Актуальность темы. Большая часть исследований по физиологии роста и развития растений осуществляется, как правило, в отношении отдельных его частей - побега или корневой системы. Их изучение в отдельности последовательно расширяет существующие представления об их структурной и функциональной организации: на уровне побега - конуса нарастания побега, полярности развития фитомеров побега, их межфитомерных взаимосвязей; на уровне корневой системы - апекса корня, градиента процессов пролиферации и элонгации корня. Внимание к проблеме интеграции побеговой и корневой систем растений основывается, прежде всего, на трофических, гормональных и электрофизиологических аспектах. Процесс познания физиологических закономерностей немислим без глубокого изучения структуры органа или системы органов. Поэтому изучение макро- и микроструктуры органа — необходимый этап познания сущности физиологических процессов.

Цель и задачи исследования. Целью работы являлось изучить морфологические и физиологические особенности взаимодействия зародышевой корневой системой пшеницы относительно её надземной части. Для достижения поставленной цели были определены следующие задачи: 1) определить физиологическую активность зародышевой корневой системы исследуемых сортов; 2) выявить динамику изменения оптических свойств тканей колеоптиля и эпикотиля; 3) определить влияние света на рост всех листьев побега; 4) установить изменение спектральных характеристик тканей по продольной оси колеоптиля.

Научная новизна. В результате проведенных исследований детально изучены этиолированные органы проростков пшеницы - эпикотиль и колеоптиль, различающиеся по спектральным характеристикам. Специфика роста колеоптиля, как структуры ограниченного роста с максимально дифференцированной верхушечной частью, объясняет изменение его пигмент-

ных систем в верхушке преимущественно их перестройкой, тогда как в нижележащих областях - за счет изменения ростовой активности слагающих их тканей. Оптические параметры тканей колеоптиля и эпикотиля являются динамической саморазвивающейся системой как во временной, так и в пространственной системе координат проростка.

Практическая значимость. Изучение продукционного процесса растений на примере одной из ведущих злаковых культур, яровой пшеницы, остаётся актуальной задачей с момента создания в Саратовской губернии селекционных учреждений. Учитывая, что на Юго-Востоке европейской части России основными лимитирующими факторами урожая являются недостаток влаги в почве, высокая температура и суховеи в период вегетации растений, важно было создание сортов, сочетающих высокую продуктивность и устойчивость к неблагоприятным факторам среды.

Апробация.

Основные результаты исследований представлены на: Международная научно-практическая конференция, посвященная 127-летию со дня рождения Н.И.Вавилова (25-26 ноября 2015, г. Саратов), Всерос. (с междунар. участием) науч. конф. «Биологические аспекты распространения, адаптации и устойчивости растений» (15 - 18 мая 2016 г. Саранск), Всероссийской научной конференции с международным участием и школы для молодых учёных, посвященной 125-летию Института физиологии растений имени К.А. Тимирязева РАН «Фундаментальные и прикладные проблемы современной экспериментальной биологии растений» (23-27 ноября 2015 г, г. Москва), Международная научно-практическая конференция, посвященная 129-летию со дня рождения Н.И.Вавилова (25-26 ноября 2016, г. Саратов), Конференция студенческая на базе СГУ Исследования молодых ученых и аспирантов (апрель 2016 г., г. Саратов).

Публикации.

Результаты исследований были освещены на международных и все-

российских конференциях, автором опубликовано девять статей по теме исследования:

1. Степанов С.А., Страпко А.М., Касаткин М.Ю. Морфологические особенности развития зародышевой корневой системы пшеницы // Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения: Сб. науч. ст. Вып. 17. Саратов: ООО "Буква", 2015. С. 3 - 6.

2. Страпко А.М., Физиологические особенности ацидофицирующей активности зародышевой корневой системы пшеницы // Исследования молодых учёных в биологии и экологии: сб. научных трудов. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2015. Вып. 13. С.120-124.

3. Степанов С.А., Страпко А.М., Касаткин М.Ю. Физиологические особенности ацидофицирующей активности зародышевых корней пшеницы // Вавиловские чтения - 2015: международная научно-практическая конференция, посвященная 127-летию со дня рождения Н.И.Вавилова. 25-26 ноября 2015. Саратов, 2015. С. 159-161.

4. Степанов С.А., Страпко А.М. Фитомерный принцип системы регуляции продуктивности пшеницы // Фундаментальные и прикладные проблемы современной экспериментальной биологии растений: сборник материалов Всероссийской научной конференции с международным участием и школы для молодых учёных, посвященной 125-летию Института физиологии растений имени К.А. Тимирязева РАН (23-27 ноября 2015 г.). Москва: ИФР РАН, 2015. С.634 - 638.

5. Степанов С.А., Страпко А.М., Касаткин М.Ю. Интеграция морфогенеза побега и корневой системы проростков пшеницы // Бюллетень Бот. сада Саратовского гос. ун-та. Вып. 14. Саратов, 2016. С. 171-181.

6. Страпко А.М., Касаткин М.Ю., Степанов С.А. Светозависимая биоэлектрическая активность проростков пшеницы // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия Химия. Биология. Экология, вып.1. 2016. Т.16. С. 59-63.

7. Степанов С.А., Каргатова А.М., А.М. Страпко А.М. Содержание пигментов фотосинтеза в пластинке первого листа проростков озимой ржи // Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения: Сб. науч. ст. Вып. 18. Саратов: ООО "Буква", 2016. С. 24-27. (в печати).

8. Страпко А.М. Влияние света на ранние этапы морфогенеза проростка пшеницы // Исследования молодых учёных в биологии и экологии: сб. научных трудов. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2016. Вып. 13. С.33-36.

9. Касаткин М.Ю., Страпко А. М. Влияние света на развитие побега и корневой системы проростков пшеницы// Биологические аспекты распространения, адаптации и устойчивости растений: материалы Всерос. (с междунар. участием) науч. конф., Саранск, 15-18 мая 2016. - Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2016. С.137 -140.

Структура и объем. Работа состоит из введения, семи глав (морфология и анатомия побеговой и корневой систем мягкой яровой пшеницы *Triticum aestivum* L., влияние света на ранние этапы морфогенеза мягкой яровой пшеницы, физиологическая активность корневой системы пшеницы, характеристика динамики изменения оптических свойств тканей coleoptilya и epikotilya мягкой яровой пшеницы, влияние света на рост всех листьев побега, спектральные характеристики тканей по продольной оси coleoptilya), выводов и списка использованных. Магистерская работа изложена на 58 страницах, содержит 1 таблицу и 20 рисунков. Список литературы включает 94 источника.

Основное содержание работы

Морфология и анатомия побеговой и корневой систем мягкой яровой пшеницы *Triticum aestivum* L.

Зародышевый побег, сформировавшийся из главной почки зародыша при прорастании зерновки, пробивает слой почвы от зерна до её поверхности в первую очередь при помощи coleoptilya. Затем первый лист должен выйти из-под покрова coleoptilya. Для этого стенки coleoptilya раздвигаются им по щели до образования отверстия, служащего для свободного выхода листа наружу. Таким образом, coleoptilya не является прочно замкнутым, а имеет сквозную щель, образованную не механическим разрывом ткани, а обособлением клеток coleoptilya. При этом щель не рассекает у coleoptilya клиноподобную верхушку и расположена в тонкой части стенки, удаленной от щитка. По особенностям всхода пшеница относится к группе злаков, у которых подъем апикальной меристемы к поверхности почвы осуществляется за счет удлинения второго междоузлия. Это междоузлие, расположенное между узлом coleoptilya и узлом первого листа, то есть несущего первый настоящий лист, называют эпикотилем (от греч. эпи- над, котилевпадина, чашка) или корневидным междоузлием.

Во время периода покоя зерновки эпикотиль состоит из меристематической ткани, а в процессе всхода, благодаря интеркалярному росту именно этого междоузлия, главная почка зародыша выносится к поверхности почвы. Корни пшеницы состоят из зародышевых или их так же называют первичными и узловых корней (они же вторичные). Зародышевые или первичные корни главного побега называются так потому, что они уже заложены в зародыше, принадлежат зародышевым узлам и появляются рано при прорастании. Вторичные корни появляются позднее, по окончании развития соответствующих настоящих полноценных зеленых листьев.

По ботаническим данным корень растения пшеницы - мочковатый, хорошо развитый. Преобладающая часть корней развивается в верхнем (па-

хотном) слое, почвы, и лишь отдельные корни проникают на глубину 180 - 200 см, в свою очередь основная часть корневой системы расположена на глубине до 20 - 30 см, поэтому данный злак особенно чувствителен к засухе.

Пшеница имеет многовековую историю возделывания. Биология пшеницы, ее продуктивные особенности — результат длительного культивирования и целенаправленного отбора, производимого человеком, на синхронность выколашивания боковых побегов или одноколосость, одновременное созревание семян, уменьшение периода покоя семян, повышение мощности проростков, а также изменением других признаков. С другой стороны, пшеница относится к семейству злаков (Poaceae), одному из высокостоящих специализированных семейств в классе однодольных, а как продукт естественного отбора относится к жизненной форме травянистых розеткообразующих однолетников. В процессе эволюции у пшеницы возникла стабильная и в то же время адаптивно-гибкая система саморегуляции морфогенеза. Более глубокое понимание закономерностей морфогенеза является одной из предпосылок для максимальной реализации потенциала продуктивности этой ценнейшей продовольственной культуры.

Проблема целостности растительного организма

На данном этапе развития биологических дисциплин и физиологии растений в частности, считается, что целостность растительного организма обеспечивается различными внутренними факторами:

1. Гормональной системой, за счет таких гормонов как: 1) ауксины - стимуляторы роста плодов (побегов) растений, апикальное доминирование, растет по фототропизму (к свету), стимулирует рост корней по гравитропизму (рост вниз), обладают высокой физиологической активностью; 2) гиббереллины - выполняют в растениях разнообразные функции, связанные с контролем удлинения гипокотыля, зацветания, прорастания семян, и т. д.; 3) цитокинины — стимулируют деление клеток (цитокinesis); 4) этилен - контролирует развитие проростка, созревание плодов, старение и

опадание листьев и цветков, является гормоном стресса; 5) абсцизовая кислота - гормоном-антагонист ауксина, цитокининов, гиббереллина, так как она тормозит реакции, которые вызывают эти гормоны; 6) жасмоновая кислота — замедляет рост, участвует в процессах старение и опадание листьев; 7) салициловая кислота - вызывает повышение температуры в отдельных органах термогенных растений; 8) брассиностероиды — стрессовые адаптогены, обладающие сильной ростостимулирующей активностью.

2. Различные электрофизиологические потенциалы. Основной характеристикой клетки является мембранный потенциал - обмен веществ находится в состоянии равновесия, когда клетка пребывает в состоянии покоя. Не менее важный - потенциал покоя - это разность электрических потенциалов внутреннего содержимого клетки и окружающей средой. Градиенты электробиологических потенциалов (они же метаболические потенциалы), между тканями отражают уровень обмена веществ, обуславливаются различной интенсивностью физиологических процессов. Вариабельный потенциал возникает между поврежденным и интактным участком растения. Потенциал действия возникает в раздраженной ткани при появлении волны возбуждения и переходе в активное состояние.

Существует несколько гипотез объясняющих целостность растения. Во первых, растение представляется как организм, в качестве центров интеграции выступают апикальные меристемы побега и корня, зоны перехода побега и корня и узлы стеблей. Одним из первых гипотезу предложил В. В. Полевой. Он предполагал, что доминирующими центрами выступают апексы побега и корня, которые контролируют все процессы на уровне клетки, тканей и органов.

Влияние света на ранние этапы морфогенеза проростка пшеницы

Свет - мощный фактор, определяющий ход развития растений и оказывающий гораздо большее морфогенетическое влияние на растения, чем на животных. Морфогенетическое влияние света проявляется в контроле не

только над образованием питательных веществ, но и над различными физиологическими процессами в растении, при которых питательные вещества распределяются в процессе роста и дифференцировки. Растения достигают наибольших размеров и лучше всего развиваются при хорошем освещении; в случае же недостаточного освещения, даже при оптимальной влажности, температуре и снабжении минеральными веществами, развиваются слабые растения с вытянутыми стеблями. В большинстве экспериментальных исследований по влиянию света на растения изучались различия не только между развитием растений на свету и в темноте, но и при выращивании их в различных условиях освещения. Наиболее важными факторами, характеризующими условия освещения, являются интенсивность света, т. е. его энергия, спектральный состав и относительная длительность чередующихся периодов света и темноты, действию которых подвергается растение. Выяснение общих принципов, лежащих в основе образования специфической формы растения, является одной из фундаментальных проблем биологии растений. При этом важнейшим морфогенетическим фактором внешней среды является свет, значимость которого проявляется уже на самых ранних этапах роста растений. Основными структурами, обладающими хорошо развитыми фоторецепторными системами проростка, являются coleoptиль и epikotиль. Именно с особенностями роста этих органов связывают основные регуляторные процессы прорастающего растения пшеницы. Особенно значимыми из них следует признать заложение узла кушения.

Ацидофицирующая активность зародышевых корней пшеницы

Одна из важнейших функций корневой системы растения состоит в поглощении из почвы воды и минеральных элементов для обеспечения ими в достаточном количестве всех важнейших процессов жизнедеятельности. Показано, что состояние ион-транспортных систем мембран и клеточной стенки клеток корня влияет на рост, развитие и продуктивность растения.

Корневая система пшеницы имеет актуальное значение особенно в за-

сушливые годы, когда от развития корневой системы, в общем, зависит такой показатель как урожайность и устойчивость к засухе. Ранее установлена зависимость между развитием корневой системы и засухоустойчивостью растений пшеницы.

Процесс абсорбции органических и неорганических веществ клетками осуществляется за счет протонных насосов (описанных выше), находящихся в плазматических мембранах, которые в свою очередь генерируют H^+ (протонный) потенциал для поступления выше указанных минеральных веществ в клетку. Оценить работу протонных насосов в корневой системе возможно по их ацидофицирующей активности с помощью рН-метра. На основе этой способности разработаны методы, оценки активности корней, продемонстрированы видовые и сортовые различия по ацидофицирующей активности.

Материал и методы исследования. Опыты по определению ацидофицирующей активности зародышевой корневой системы исследуемых нами сортов проводились по методике Л.Н. Воробьева (1988) с небольшими изменениями.

Исследование спектральных характеристик проводили согласно методики для цитофотометрических исследований (Агроскин и др., 1977) с небольшими изменениями.

В качестве источника света использовалась лампа накаливания галогенная мощностью 75 Вт. Пучок света от лампы проходил через монохроматор спектрофотометра СРЕКОЛ 11 с большой степенью монохроматичности (± 2 нм). Системой диафрагм и конденсором микроскопа пучок света, освещающий препарат, центрировался относительно входного отверстия объектива. С помощью бинокулярной насадки АУ-26 микроскопа МББ-1А проводился визуальный контроль за перемещением и регистрацией прошедшего света. Регистрация интенсивности прошедшего через препарат света осуществлялась при помощи ФЭУ. Отсчёт интенсивности света проводил-

ся по величине фототока на микроамперметре М93.

Для более точной дифференциации оптических свойств различных тканей проростка нами были внесены небольшие изменения в стандартную цитофотометрическую установку (Агроскин, 1997), в частности, между фоточувствительной поверхностью ФЭУ и выходным отверстием окуляра помещалась изменяемая ирисовая диафрагма. Видимая область на препарате, ограниченная отверстием диафрагмы, изменялась и контролировалась во время эксперимента линейкой во втором окуляре насадки. Оптическая плотность всех тканей пересчитывалась на прохождение света через 1 мм ткани.

Результаты фотометрического анализа проростков пшеницы

Оптические свойства изучались у колеоптиля и эпикотилия. Рост колеоптиля прекращался с прорывом его первым листом на девятые сутки с момента замачивания семян. Рост эпикотилия начинался на шестые сутки с момента начала опыта. В колеоптиле оценивалась оптическая плотность участка в 300 мкм его верхушки, паренхимы и проводящего пучка в средней и нижней частях. В эпикотиле исследовалась оптическая плотность паренхимы коры и центрального цилиндра в верхней части органа.

Влияние света на развитие побега и корневой системы проростков пшеницы

Эксперименты показали, что рост колеоптиля и эпикотилия при наличии света и его отсутствии в каждом варианте — при росте в вермикулите и на поверхности - существенно различался. В частности, при прорастании зерновок пшеницы в вермикулите в темноте уже на 4 день отмечался абсолютный максимум скорости роста колеоптиля, тогда как на свету он отмечался на 6 день, но был существенно ниже — соответственно 1,112 мм/час и 0,742 мм/час. Уменьшение скорости роста колеоптиля приводило к ускорению роста эпикотилия в период по 10 день, при этом наиболее быстрый рост был характерен для проростков, растущих в условиях темноты, что пока-

занно на рисунке 1.

Влияние света на морфогенез пшеницы

Морфогенез растения пшеницы, начинающийся в эмбриональный период онтогенеза, возобновляется с момента посева семян с роста и развития главного зародышевого корня и coleoptily побега. Среди исследователей морфогенеза пшеницы до сих пор существуют разногласия относительно последовательности роста coleoptily и эпикотилья, выносящего главную почку зародыша зерновки в приповерхностный слой почвы. Согласно мнению одних исследователей, рост эпикотилья прекращается, как только кончик coleoptily приблизится к поверхности почвы [91], другие авторы отмечают огласованный рост влагилица 1-го листа и эпикотилья, рост которого завершается в момент выхода из coleoptily влагилица 1-го листа проростка пшеницы [92,93].

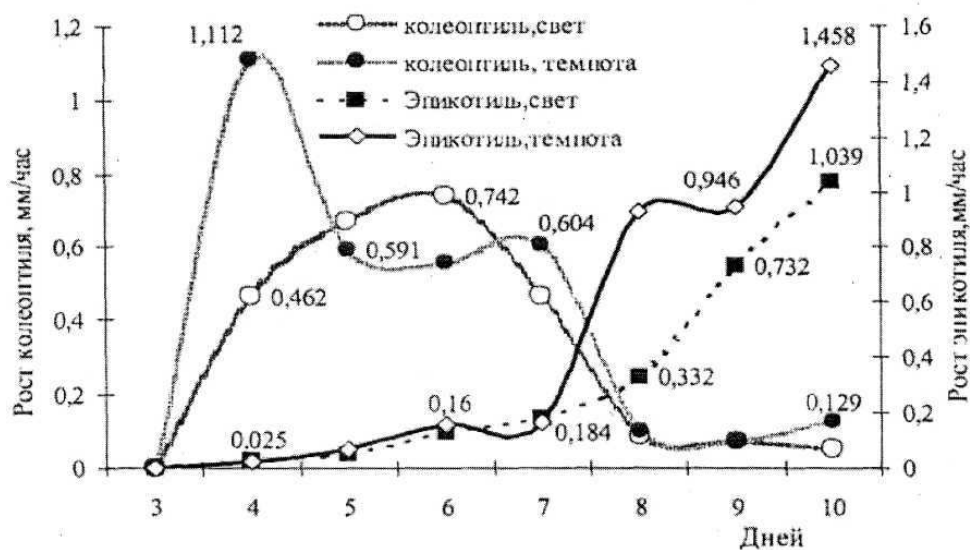


Рисунок 1 — Абсолютная скорость роста coleoptily и эпикотилья пшеницы в вермикулите.

Проведенные нами исследования показали, что в полевых условиях рост coleoptily и примордия 1-го листа осуществляется одновременно. При достижении примордием листа длины 3,6 мм он разделяется лигулой на пластинку и влагилице, рост которых происходит с различной скоростью. Прекращение роста coleoptily наблюдалось на 10-й день с момента посева

семян, в фазу линейного роста пластинки 1-го листа. Длина coleoptily составляла в это время 44 мм. Рост эпикотиль начался в фазу линейного роста пластинки 1-го листа, на 7-8-й день с момента посева семян, по мере завершения роста coleoptily. В это время наблюдается интенсивный рост влагалища 1-го листа, длина которого к моменту завершения роста достигала 40 мм, что составляло примерно 1/3 часть от длины пластинки. Нами отмечено, что прекращение роста эпикотиль происходит в момент завершения роста влагалища 1-го листа, что наблюдалось одновременно с прекращением роста пластинки 1-го листа (рисунок 2).

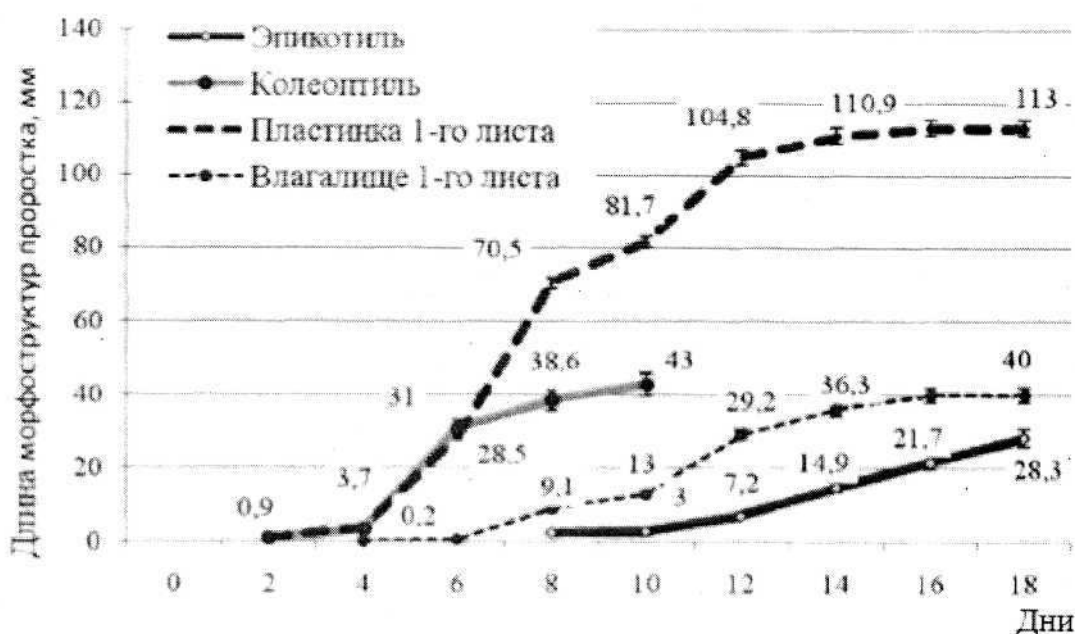


Рисунок 2 - Динамика роста морфоструктур проростка пшеницы сорта Саратовская 36 в полевых условиях

Заключение

1. Выявлены различия сортов по ацидофицирующей активности зародышевой корневой системы. Сорта Фаворит и Беянка имеют больший показатель ацидофицирующей активности с минимальной биомассой корней и побега. Саратовская 74 и Лютесценс 62, отличаясь меньшими значениями ацидофицирующей активности, имеют больший показатель массы корневой системы и побеговой части растения.

2. Рост эпикотилия коррелятивно связан с ростом coleoptilya. Наблюдаемая коррелятивная связь определяется способностью coleoptilya и эпикотилия проводить свет по тканям.

3. Свет влияет на рост всех листьев побега, активность конуса нарастания и рост зародышевой корневой системы проростка пшеницы. Наиболее выраженная реакция на наличие или отсутствие света наблюдается в отношении coleoptilya и эпикотилия проростков. При наличии светового фактора рост эпикотилия начинается с момента прекращения роста coleoptilya. Рост эпикотилия происходит синхронно с ростом влагалища 1-го листа.

4. В coleoptilye и эпикотиле отмечено присутствие пигментных систем, поглощающих в синей и красной областях спектра. Спектральные характеристики coleoptilya и эпикотилия тканеспецифичны, что позволяет говорить о дифференциации и модулировании смены пигментных систем с момента прорастания даже в отсутствии светового фактора.

5. В coleoptilye вдоль продольной оси отмечается изменение оптической плотности и спектральных характеристик тканей.

