



БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи

СЫЙНАБУБУ КАДЫРКУЛОВА

ОРГАНОГЕНЕЗ И ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ  
МОРФОГЕНЕЗА *Crambe abyssinica* Hochst.

(Ботаника 03.00.05)

А в т о р е ф е р а т  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА • 1976

Работа выполнена в лаборатории биологии развития растений  
Биологического факультета Московского государственного универ-  
ситета им. М.В.Ломоносова

Научный руководитель -  
старший научный сотрудник, кандидат биологических наук

З.П.Ростовцева

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор И.П.Игнатъева  
кандидат биологических наук, доцент А.В.Строчкова

Ведущее учреждение - лаборатория экспериментальной  
биологии с.-х. растений (ВАСХНИЛ).

Автореферат разослан " " \_\_\_\_\_ 1976 г.

Защита диссертации состоится " " \_\_\_\_\_ 1976 г.  
в 15 часов на заседании специализированного биологического  
совета № 5 Биологического факультета МГУ.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке  
Биологического факультета МГУ.

Просьба отзывы направлять по адресу: II7234,  
Москва, Ленинские горы, МГУ, Биологический факультет,  
Ученый совет.

Ученый секретарь Совета

Н.С.Александрова

## В В Е Д Е Н И Е

Род *Стамбе* (*Tournef. L.*) характеризуется богатством полезных веществ. Однако полезные виды этого рода еще следует отнести к категории растений мало окультуренных и ограниченно вводимых в посевы. Необходимость освоения новых растительных ресурсов постоянно диктуется запросами народного хозяйства и растущими потребностями человеческой деятельности.

Изучаемый нами вид *Стамбе abyssinica Hochst.* обладает, прежде всего, высоким (до 53%) содержанием масел в семенах, представляющих собой сырье для многих отраслей промышленности, как пищевых, так и технических.

В задачу исследования входило определение морфофизиологических характеристик форм вида *Стамбе abyssinica Hochst.* различного географического происхождения, на основании их реакции на длину фотопериода и спектральный состав света, ритма органогенеза и особенностей роста при изменении условий выращивания. Эти задачи решались путем изучения закономерностей в связях первичных процессов органогенеза с последующими процессами формирования признаков морфогенеза, что представляет общебиологический интерес, а также важно для селекционных работ.

### Глава I. Обзор литературы

Литературные данные обсуждаются в 5-ти разделах. Приведены сведения по ботаническому описанию и систематике рода *Стамбе* (*Tournef. L.*), по происхождению и распространению, введению в культуру и биологии форм *Стамбе abyssinica Hochst.*

Растения однолетнего катрана, которым посвящена работа, имеют прямостоячий стебель, до 150 см высоты, с боковым ветвлением; главная и пазушные оси завершаются соцветием - рыхлой кистью. Растения этого вида вначале растут медленно, у более позднеспелых наблюдается в это время полурозеточная форма роста; интенсивный рост стебля начинается в фазу бутонизации. Продолжительность вегетационного периода в разных географических зонах 60-120 дней (Васильев, 1950; Кузнецова, 1972 и др.). Катраны относятся, как и другие *Cruciferae* (*Brassicaceae*), к длиннодневным (Васильев, Яценко, 1941; Смаская, 1953). Развитие крестоцветных ускоряется также в условиях

преобладания синего света (Баханова, Куперман, Шульгин, 1967; Момков, 1973; Ростовцева, 1975 и др.). Реакция вида *Stachys abussinica* Hochst. на спектральный состав света ранее не изучалась. Введение в культуру и интенсивное изучение биологических и хозяйственных свойств катранов в СССР проводится с 1932 г. Отмечается целый ряд полезных свойств: высокое содержание масел, эруковой кислоты, ценные кормовые и другие качества. В связи с этим возникают проблемы селекции и внедрения катранов в сельское хозяйство, использования в синтетической промышленности и других областях народного хозяйства.

Соответственно поставленным задачам излагаются литературные данные по влиянию условий выращивания на морфогенез крестоцветных (Куперман, Баханова, 1968), а также по изменению гистологической структуры конуса нарастания в разные фазы роста растений разных видов этого семейства. Конус нарастания крестоцветных имеет четко выраженную структуру по типу туника-корпус (Schmidt, 1924). Первичные процессы органогенеза в конусе нарастания растений рода *Stachys* изучены не были. Многочисленные исследования гистологического строения конуса нарастания растений различных семейств указывают, что существуют общие закономерности изменений верхушечных меристем в онтогенезе. Переход от вегетативного к генеративному органогенезу сопровождается увеличением или уменьшением активации отдельных меристематических зон: образование и активация "периферийной" зоны обеспечивает органогенез вегетативной части побега; развитие и изменение белково-нуклеинового обмена в центральной и медулярной зонах связано с фотопериодической и гормональной индукцией генеративного органогенеза (Plantefol, 1947; Buvat, 1952; Lance, 1957; Ростовцева, 1954-1975; Nougarede, Gifford a. Rondet, 1965; Чайлахян, 1958, 1964, Милыева, Лукасян, Чайлахян, 1970; Чельцова, Аветисова, 1970 и др.). Первичная дифференциация элементов метамера различна в зависимости от уровня меристематизации конуса нарастания и сформированности его меристематических зон, отличающихся типом пролиферации. В том числе показано, что при переходе от вегетативного к генеративному органогенезу изменяется характер локализации иницирующих периклиальных делений (Barnard, 1955, 1957; Vaughan, 1955 и др.), их количественное соотношение, а также другие количественные гистологические из-

менения в поверхностных и осевых слоях меристемы конуса нарастания (Ростовцева, 1971, 1972).

Однако, при изучении конуса нарастания крестоцветных (лакфиоль, резушка) у ряда авторов отмечается, что во время образования вегетативных и генеративных органов его гистологическая структура остается идентичной (Vaughan, 1952; Vaughan, Jones, 1953; Hagemann, 1963). Большинство же авторов, изучавших те же и другие виды крестоцветных (лакфиоль, резушка, сурепица, пастушья сумка, вечерница, крупноплодник, цветная, спаржевая и китайская капуста, белая горчица) указывает на ряд онтогенетических изменений зональности в конусе нарастания (Buvat, 1950; Chakravarti, 1953; Senghas, 1956; Miksche, Brown, 1965; Sadik, Ozburn, 1968; Gauss, Taylor, 1969; Wang-Po-Jen, 1969; Bernier, 1962 и др.). При этом, описываются следующие онтогенетические изменения: в процессе развития побега крестоцветных наблюдалось увеличение числа слоев тунки у однолетних от I до 4-х, и у двулетних до 10, повышение активации делений клеток в направлении от периферийной к центральной зоне конуса нарастания, появление и развитие стержневой меристемы и, в целом, увеличение размеров всего конуса нарастания, как показателя уровня меристематизации верхушки побега.

## Глава II. Материал и методики исследования

Изучалось 20 образцов *Crabwe abyssinica* Hochst. в основном, коллекции ВМР. Опыты проводились в лабораторно-полевых посевах и фотопериодических камерах лаборатории биологии развития растений МГУ, в условиях четырех световых режимов. При этом, растения в течение 8-ми часов находились при естественном освещении, затем на вагонетках закатывались в камеры с различным дополнительным освещением - 16 и 4 часа синего люминесцентного (ЛС-65) и красного (Л-4Г) света. Варианты обозначаются - 8е+16си, 8е+16кр, 8е+4си, 8е+4кр. Систематический учет ритма роста и развития растений проводился по датам развертывания каждого листа и по началу других фаз роста растения, а также по началу этапов органогенеза (по Куперман, 1952-1973). Путем количественных анатомических анализов состояния меристематичес-

ких зон в конусе нарастания проводилась оценка первичных процессов органогенеза по схеме разработанной в лаборатории (Ростовцева, 1969, 1972, 1974). Верхушечная меристема фиксировалась формол-спирто-уксусной смесью (ФСУ, 3-1-0,3), по Навашину и 70% этанолом. Парафиновые срезы приготавливались по общепринятой микротехнике для светового микроскопа. Препараты окрашивались гематоксилином по Делафилльду. Для получения количественных показателей анализировалось 5-10 препаратов. Структура растений в конце их вегетации определялась по методике "модельного растения" (Еременко, 1971).

### Глава III. Ритм развития и морфогенез *Crambe abyssinica* (Hochst.) различного географического происхождения

Образцы из различных пунктов СССР, а также из Канады, Швеции, ФРГ, Португалии, Эфиопии и Нигерии, в условиях Москвы различались по длительности вегетационного периода. В то же время, все изучаемые географические формы вели себя, как среднескороспелые, с продолжительностью периода от всходов до созревания 85-96 дней; колебания по годам составляли 2-7 дней.

Формы заметно отличались сроками перехода от вегетативного к генеративному органогенезу; период от всходов до бутонизации составлял по годам 18-33 и 23-38 дней. Особенности физиологической подготовки генеративного органогенеза определяли сроки перехода меристемы конуса нарастания в префлоральное состояние, к III этапу органогенеза. Образцы из Португалии, Башкирии и Эфиопии отличались более коротким периодом вегетативного органогенеза, II этап органогенеза; от даты посева до начала III этапа органогенеза проходили, в зависимости от метеорологических условий года, 20-35 дней. У образцов Швеции, Канады, Нигерии, Краснодарского, Воронежского и других II этап органогенеза был более продолжительным, соответственно по годам, 30-41 день. Наоборот, у ранее упомянутой группы образцов более длительно проходили процессы эмбриогенеза и созревания семян (X-XII этап органогенеза), в сравнении с другими образцами (табл. I). Растения каждой группы отличались относительным объемом вегетативной и генеративной зон побега, степенью бокового ветвле-

Таблица I

Продолжительность этапов органогенеза (в днях) форм  
*Stambe abyssinica* Hochst. различного происхожде-  
 ния, 1973 г.

Происхождение образца	Этапы органогенеза											
	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
Первая группа												
Португалия, К-22	20	3	2	4	2	2	4	3	14	11	41	
Башкирия, К-9	21	4	2	4	2	2	5	3	14	11	41	
Вторая группа												
Эфиопия, К-24	24	4	3	2	2	2	4	7	12	22	17	
Третья группа												
Воронежский СХИ, К-7	30	4	3	2	3	2	5	7	9	20	21	
Воронежский СХИ, К-1	30	4	3	2	2	3	5	7	9	20	21	
Краснодар, К-2	30	4	3	2	3	2	5	7	9	16	25	
Молдавия, К-4	30	4	2	3	3	2	7	7	9	20	21	
Краснодарский край, К-5	30	4	2	3	2	3	5	5	9	20	21	
Башкирский СХИ, К-6	30	4	2	2	3	3	7	7	9	20	21	
Башкирия, К-8	30	4	2	2	4	2	4	5	9	20	21	
Волынская область, К-10	30	4	2	2	4	2	5	7	9	20	21	
Устьимовская опытная станция, К-11	30	4	2	2	4	2	5	7	9	20	21	
Бот. сад. АН УССР, К-14	30	4	2	2	4	2	5	7	9	20	21	
ФРТ, К-17	30	2	4	3	2	3	5	6	9	20	21	
Португалия, К-21	30	5	3	2	2	2	4	7	9	20	21	
Свердловский филиал АН СССР, К-23	30	3	3	2	3	3	5	7	9	20	21	
Швеция, К-25	29	4	2	2	3	4	3	8	9	20	21	
Канада, К-26	29	3	3	2	2	4	5	7	9	20	21	
Нигерия, К-27	30	3	3	2	2	4	3	8	9	16	25	
Нигерия, К-28	30	4	4	2	2	2	5	7	9	16	25	

ния, размерами соцветия и другими признаками морфогенеза (табл. 2). На этом основании изучаемые образцы были разделены на три группы по типу развития и структуре растений. При этом, большинство имевшихся в опыте образцов были отнесены к третьей группе. Это наиболее высокие и разветвленные формы с большим числом (до 26) вегетативных метамеров, но с более коротким и менее продуктивным соцветием. Однако, число плодов на всем растении, превышало в 6-10 раз их количество растений первой группы.

#### Глава IV. Органогенез *Crabwe abyssinica* Hochst.

Конус нарастания по своему гистологическому типу аналогичен с другими крестоцветными. Конус нарастания в зародке имеет двуслойную тунику и подстилающую ее крупноклеточную сердцевинную (медулярную) меристему (рис. Ia). Зона кордуса образуется путем деления клеток медулярной меристемы после прорастания семян. В начале вегетативного периода конус нарастания плоский, так как в нем наблюдается активная антиапикальная пролиферация. Такой способ нарастания меристемы приводит к увеличению числа слоев туники за счет разрастающегося кордуса. В нижней части кордуса нарастается стержневая меристема. В полном объеме анатомическая структура конуса нарастания форм *Crabwe abyssinica* (Hochst.) представляется следующим образом (рис. Ib). Туника, 2-4-слойная, стабильная; все же клетки в терминальной области несколько крупнее и слабее окрашиваются (центральная зона), чем по флангам (периферийная зона). В центре конуса нарастания к терминальной области туники примыкает зона кордуса, состоящая из клеток делящихся в разных плоскостях. Под корпусом ровные ряды прямоугольных клеток образуют стержневую меристему. Такая структура конуса нарастания наблюдалась у растений всех трех групп.

В процессе развития растений конус нарастания из плоского становится выдутым, вследствие усложнения зональности и увеличения в зонах количества меристемы. Эволюция анатомической структуры конуса нарастания в онтогенезе приводит к изменению характера инициации органов и соотносительному смещению процессов дифференциации в первичном органогенезе элементов метамера.

В стеблевой почке зародки у катранов заложены зачаток пер-



Показатели структуры растений Gramineae в условиях Кочшат. 1973 г.

Таблица 2

Происхождение образца	Высота растения, см	Длина стебля, см	Длина соцветия, см	Число			Развитые боковые оси первого порядка
				листьев	плодов на главной оси	плодов на одном растении	
<b>Первая группа:</b>							
Другая, (К-22)	65,0	30,0	36,0	6	48	250	3-4 3-5
<b>Вторая группа:</b>							
Эфиопия, (К-24)	88,0	48,6	39,4	16	68	1273	12-16 5-16
<b>Третья группа:</b>							
Нигерия, (К-28)	91,0	68,0	23,0	24	38	2244	24 I-24
Молдавия, (К-4)	92,7	73,7	19,0	22	45	1435	22 I-22
ФРГ, (К-17)	93,0	76,4	16,6	22	43	2318	22 I-22
Канада, (К-26)	92,1	61,5	30,6	22	55	2086	22 I-22
Башкирия, (К-8)	96,6	81,8	14,8	26	41	1723	26 I-26
Воронежский СХИ, (К-7)	102,6	79,6	23,0	25	34	2800	25 I-25



а



б

Рис. I. Зональность конуса нарастания *Crabe abyssinica* Hochst.  
 а - в семенах; б - периода активного роста побега,  
 Т - туника, М - медулярная (сердцевинная) меристема,  
 К - корпус, ппр - периферийная меристема, ст. - стержневая меристема

вого листа. С прорастанием семян сорта Воронежский (третья группа) инципация нижних листьев осуществлялась в иной последовательности, чем листья в средней и верхней части побега. Образование первичного меристематического бугорка I-6-го листьев вначале проходила путем антиклинального прироста клеток двуслойной тунки, позднее во 2-м слое появляются периклинальные деления и внутренняя меристема примordia разрастается повторными делениями клеток в том же втором слое тунки. К моменту заложения II-18-го листьев формирование всех зон конуса нарастания завершается в своем максимальном объеме и тип их пролиферации изменяется; инципирующие периклинальные деления возникают теперь раньше, до образования поверхностного первичного бугорка и они локализованы в более глубинном - 3-4-м слое периферийной меристемы. К моменту 18 пластохрона в терминальной области конуса нарастания формируется поверхностная 3-х слойная "мантя" префлоральной меристемы, в которой начинают закладываться первичные бугорки зачатков боковых осей соцветия. Параллельно, из остаточной вегетативной периферийной меристемы образуются зачатки последних (19-25-го) листьев. У растений первой группы, Португалия (К-22), конус нарастания состоит из меньшего количества меристем; максимального своего развития он достигает к моменту заложения последних (6-7-го) листовых примордиев, после чего происходит только генеративный органогенез. Первая группа характеризуется более коротким периодом вегетативного органогенеза и более длительным пластохроном.

Генеративный органогенез осуществляется путем заложения одиночных меристематических бугорков, после появления периклинальных делений в третьем слое префлоральной мантис. Дифференциация цветков в терминальной части зачатка боковой оси начинается с заложения чашелистиков; генеративные органы цветка закладываются после того, как растущие чашелистики покрывают цветковую меристему, образуя зачаточный бутон.

Процесс дифференциации соцветия растянут; конус нарастания остается на вершине формирующегося и растущего соцветия в префлоральном состоянии до конца вегетации растения. По мере развития влодов в нижней части соцветия, в конус нарастания про-

исходит постепенный расход меристемы: в мантии остается до 2-х слоев клеток; до нескольких клеток (3-5) остается в корпуре. Поскольку период образования цветков длительный, то плоды развиваются только из тех цветков, которые сформировались в нижней части соцветия, до начала IX этапа органогенеза у растений первой группы, до X-XI этапов - во второй группе и до VI этапа - в третьей группе.

Глава V. Количественная оценка органогенной деятельности меристематических зон конуса нарастания

Растения разных групп отличались степенью меристематизации верхушки побега и, поэтому, размерами конуса нарастания; также сроками дифференциации и объемом различных его органогенных зон. Был проведен сравнительный количественный анализ меристематических зон конуса нарастания растений крайних, наиболее различающихся, групп - первой и третьей. Последовательная дифференциация меристематических зон, их объем и органогенная способность оценивались путем подсчета числа клеток на продольном аксиальном срезе конусов нарастания на разных пластохронах. Количественный учет клеток показал, что у растений третьей группы, Воронежский (К-7), до 10-11-го пластохрона проходит интенсивный прирост меристемы корпуса (рис.2). Увеличение числа клеток в корпуре превышает их расход на образование новых слоев тунки и на формирование стержневой меристемы, поэтому объем зоны корпуса все время увеличивается. От 10-го до 15-го пластохрона конус нарастания продолжает увеличиваться за счет разрастания стержневой и периферийной меристем по высоте (глубина меристематизации). В этот период объем корпуса значительно сокращается; расход клеток на построение других зон превышает их прирост в корпуре. Данные показывают, что к моменту заложения последних листовых зачатков размеры конуса нарастания сокращаются на треть от своей максимальной величины; уменьшается объем всех зон. Следовательно, максимальное количество меристемы в конусе нарастания совпадает с моментом заложения листьев средних узлов побега. У растений более скороспелой первой группы конус нарастания достигал максимального размера к моменту заложения не средних, а по-

II

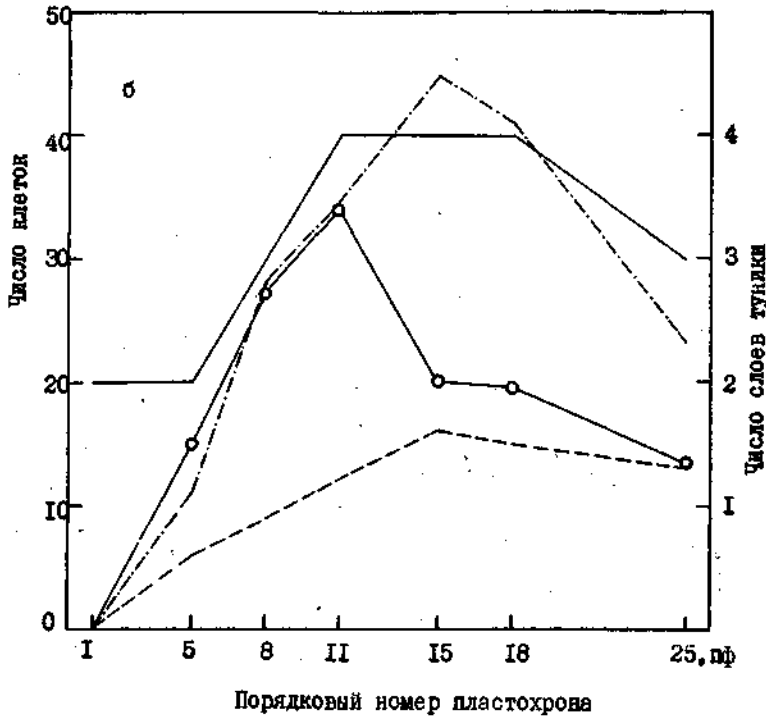
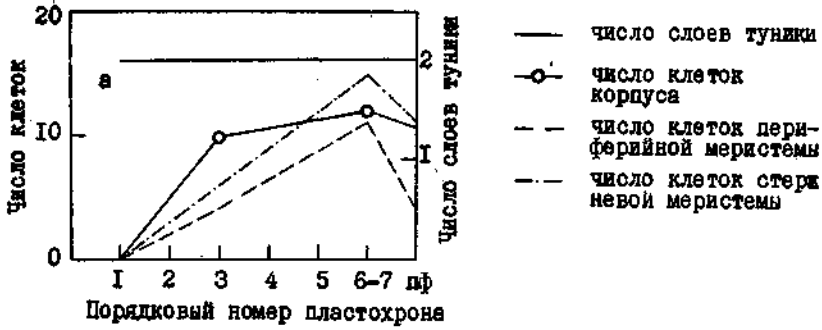


Рис.2. Количественные изменения меристематических зон в процессе развития побега: а - образец из Португалии (К-22), первая группа; б - сорт Воронежский (К-7), третья группа; пф - показатели к началу формирования в конусе нарастания префлоральной мантии

4-1045

Таблица 3

Продолжительность этапов органогенеза (в днях)  
растений трех групп *Cratogeomys abyssinica* Hochst.  
в зависимости от условий освещения, 1974г.

Варианты опыта	Этапы органогенеза											
	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
Первая группа, Португалия, К-22												
8е+I6сн	18	2	4	5	4	2	5	4	10	8	16	
8е+ 4сн	50	5	8	13	-	-	-	-	-	-	-	
8е+I6кр	50	7	6	13	-	-	-	-	-	-	-	
8е+ 4кр	52	5	8	13	-	-	-	-	-	-	-	
Е.день	18	2	4	2	3	3	5	5	10	12	20	

Вторая группа, Эфиопия, К-24

8е+I6сн	18	1	4	4	4	3	2	5	8	9	20
8е+ 4сн	21	1	6	5	3	2	6	7	9	8	16 <sup>х)</sup>
8е+I6кр	21	1	3	8	2	2	3	5	10	7	18
8е+ 4кр	20	1	7	4	5	5	7	4	8	10	13 <sup>х)</sup>
Е.день	19	1	3	3	2	3	3	9	10	14	15

Третья группа, Воронежский СХИ, К-7

8е+I6сн	27	7	5	5	4	3	5	8	12	6	-
8е+ 4сн	33	8	6	4	3	4	5	10	10	нач.	-
8е+I6кр	33	7	8	5	2	3	9	9	10	нач.	-
8е+ 4кр	35	5	9	4	3	5	10	8	8	нач.	-
Е.день	24	2	5	4	2	2	4	7	7	19	нач.

х) К концу опыта XII этап органогенеза завершен неполностью.

Примечание: е - естественный день; сн - синий;  
кр - красный люминесцентный свет;  
8, 16 и 4 - число часов.

ледных листовых зачатков. Конус нарастания растений первой группы был, примерно, на 1/3 меньше и объем корпуса - в 3 раза меньше, чем у растений третьей группы, периферийная зона состояла всего из 3-4-х рядов клеток.

Глава VI. Влияние условий освещения на развитие и морфогенез  
*Crambe abyssinica* Hochst.

Проведенные нами опыты показали, что растения ускоряют развитие на длинном дне и обнаруживают положительную реакцию на синий свет, как это ранее было установлено для других крестоцветных.

Среди семи образцов, изучавшихся в опыте с различными световыми режимами, к длиннодневным "синесветным" с полной определенностью можно было отнести только форму из Португалии (К-22), первая группа. В условиях короткодневных вариантов и длиннодневного при досвечивании красным светом фаза бутонизации к концу опыта не наступала: в конусе нарастания начиналось формирование органов цветка, но дифференциация генеративной ткани не наблюдалась (табл.3). Таким образом, растения первой группы во время гамето- и спорогенеза обнаружили четкую реакцию не только на длину дня, но и на качество света. Растения второй группы характеризовались "нейтральностью" к условиям освещения, отличаясь по вариантам опыта, главным образом, в росте. В третьей группе короткий день и досвечивание красным светом на длинном дне вызывало затягивание перехода к генеративному органогенезу; при этом, задержка на II этапе органогенеза была не более 6-8 дней. Неблагоприятный световой режим сказался в период созревания плодов: завершение созревания (XII этап органогенеза) во второй группе затянулось; в третьей группе к концу опыта растения переходили только к XI этапу органогенеза.

Задержка развития в неблагоприятных условиях освещения приводила к смещению корреляций в развитии. В первой группе генеративный органогенез (III этап органогенеза) начинался в фазу 13-15-го листа, тогда как на длинном дне при досвечивании синим светом (8с+16св) дифференциация соцветия в конусе нарастания начиналась в фазу 3-го листа. В связи с этим, в оптимальном вари-

анте развивалось всего 8 листьев, а у растений остальных световых вариантов - закладывалось 28-51 листовых зачатков и из них к концу опыта разворачивалось 22-30 листьев. У растений второй группы генеративный органогенез начинался в фазе 3-4-го листа во всех вариантах освещения, а в третьей группе - в фазе 8-го листа в оптимальном варианте (8е+16сн) и в фазе 10-го листа в остальных вариантах. Соответственно смещалось по фазам роста и начало последующих этапов органогенеза.

Интенсивный рост междоузлий начинался в фазе бутонизации; наибольшей длины достигали междоузлия расположенные выше середины побега. При сравнении по группам, максимальная длина междоузлий наблюдалась в первой группе; по вариантам освещения в камерах - наибольших размеров достигали междоузлия у растений всех групп в длиннодневном варианте с самым светом. При небольшой задержке развития растений третьей группы в вариантах короткого дня самые длинные междоузлия были в более верхней части побега (рис.3). Наибольшие размеры листовой пластинки по длине и ширине были у растений первой группы в короткодневных вариантах и в варианте 8е+16кр, то есть, в условиях задерживающих развитие (рис.4). У растений второй и третьей групп, где особой задержки развития не было, параметры листа по вариантам опыта мало различались. Несколько длиннее были листовые пластинки и черешки у растений второй группы в варианте 8е+16сн. Общая высота растений, особенно третьей группы, значительно сокращалась в короткодневных вариантах и на 8е+16кр. При этом имело значение качество света, так как в варианте 8е+4сн высота растения была больше, чем в варианте 8е+16кр. Такая же зависимость наблюдалась и по длине главной оси соцветия.

При развитии растений в различных условиях освещения имели место следующие особенности органогенеза.

В первой группе максимальная меристематизация конуса нарастания в оптимальных условиях освещения наблюдалась во время заложения последних (7-8-го) листовых зачатков. После 8-го пластохрона происходило последовательное уменьшение объема зон вегетативной меристемы. В вариантах неблагоприятного освещения (8е+16кр, 8е+4кр, 8е+4сн), где в конусе нарастания



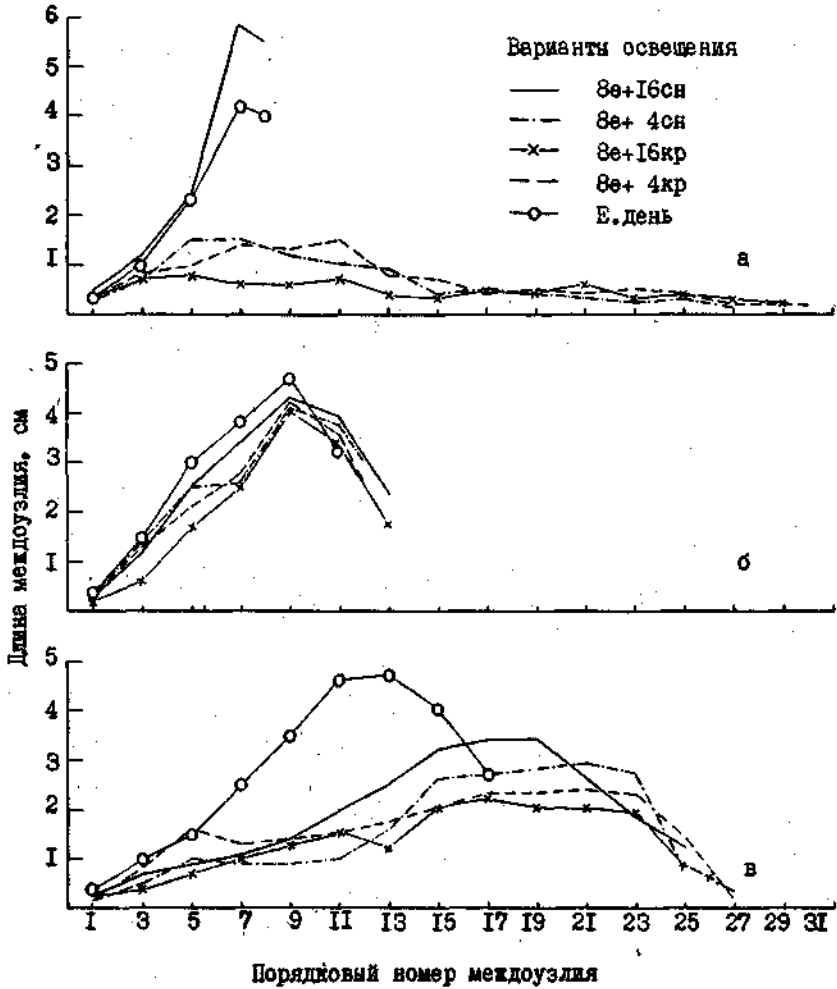


Рис.3. Длина междоузлий в условиях разных световых режимов: а - первая группа; б - вторая группа; в - третья группа.

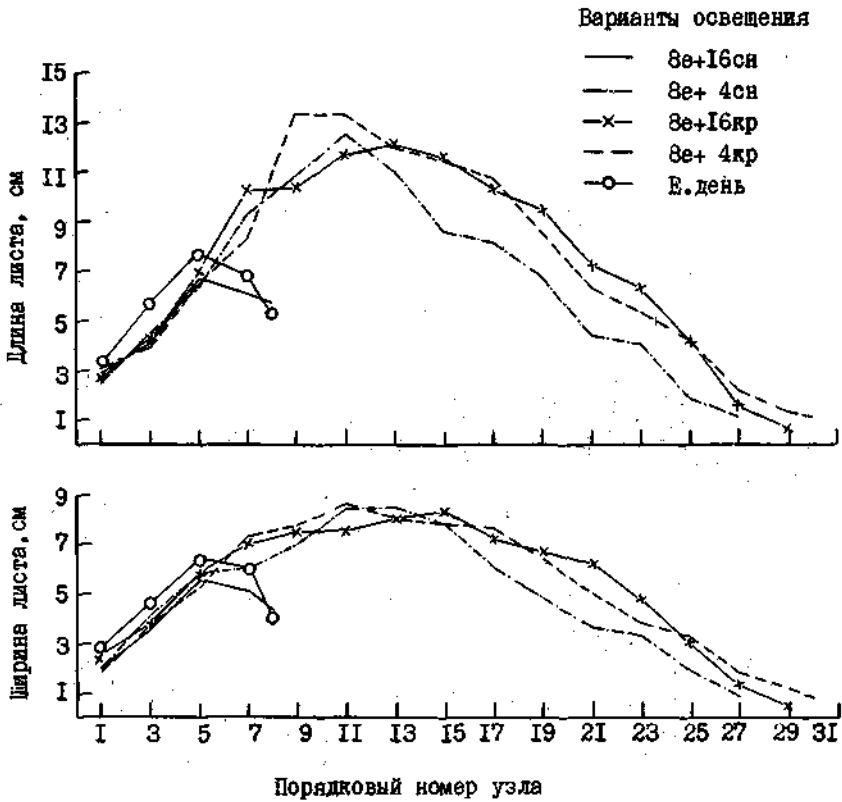


Рис.4. Изменение длины и ширины листовой пластинки растений первой группы вдоль побега в разных световых условиях

продолжалось заложение листовых зачатков, после 8-го пластохрона также наблюдалось уменьшение корпуса по диаметру и по числу клеток, стержневой меристемы — по числу клеток и глубине меристематизации (рис.5). Наоборот, число слоев туники возрастало от 3-х до 4-х к 16-му пластохрону. В тунике отдельных растений можно было наблюдать образование еще и 5-го слоя. Таким образом, наблюдался, как бы, возврат к антиклинальной пролиферации меристемы. Прирост меристемы был больше на красном свете, чем на синем. После 16-го пластохрона структура конуса нарастания оставалась неизменной. При этом, число клеток корпуса и стержневой меристемы было почти стабильным; в варианте 8e+4kr объем стержневой меристемы продолжал сокращаться. К концу опыта число слоев туники уменьшалось до 3-х в связи с сокращением роста из-за недостаточности света. В условиях нормального развития, как указывалось ранее, конус нарастания у растений первой группы был значительно меньших размеров чем третьей. При увеличении длительности периода вегетативного органогенеза в неблагоприятных условиях освещения конус нарастания растений первой группы по размеру приближался к растениям третьей группы.

В третьей группе, где по времени перехода к генеративному органогенезу варианты опыта мало различались, количество меристемы по зонам изменялось, в основном, в одном и том же направлении. Однако условия освещения обнаружили некоторую специфичность в состоянии отдельных органогенных зон (рис.6). В короткодневных вариантах зона корпуса была в течение всего периода роста менее развита, чем в длиннодневных вариантах; в варианте 8e+16kr клеточный запас зоны корпуса после достижения ее максимального объема, расходовался гораздо быстрее, чем в варианте 8e+16sn. Варианты отличались по максимальному уровню развития стержневой меристемы; последняя была более развитой в варианте 8e+4kr. Конус нарастания растений короткодневных вариантов имел тунику до 5 слоев и, таким образом, отличался большей степенью антиклинальной пролиферации, чем у растений длиннодневных вариантов.

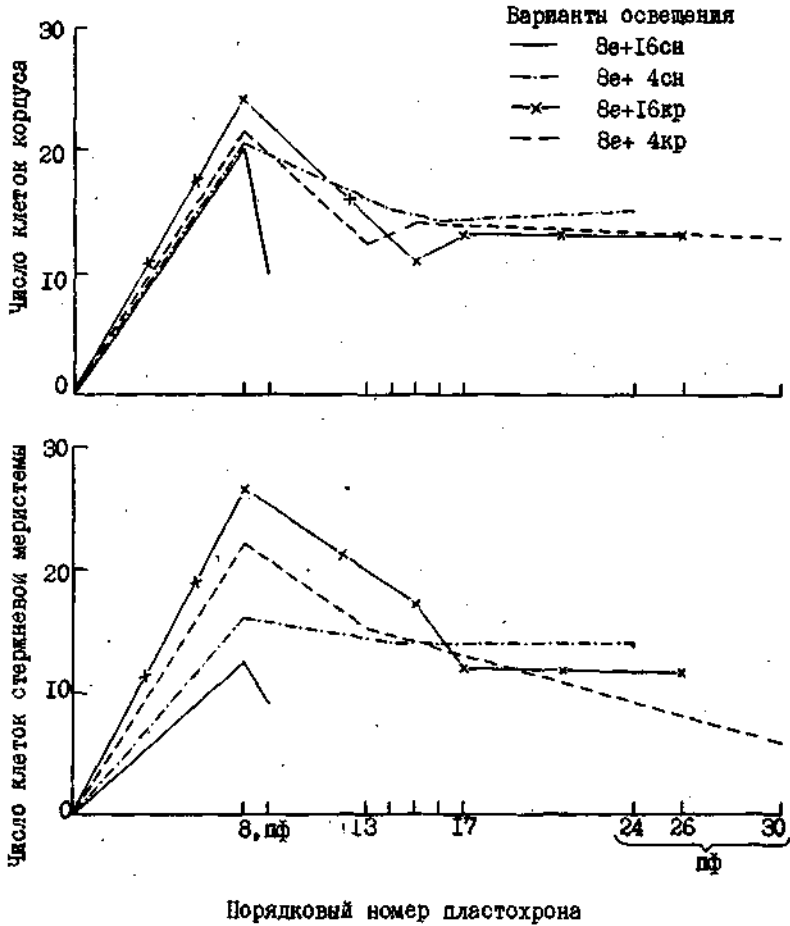


Рис. 5. Количественные изменения меристематических зон в конусе нарастания растений первой группы (Португалия, К-22), при разных световых режимах; пф - показатели к началу формирования в конусе нарастания префлоральной мантии

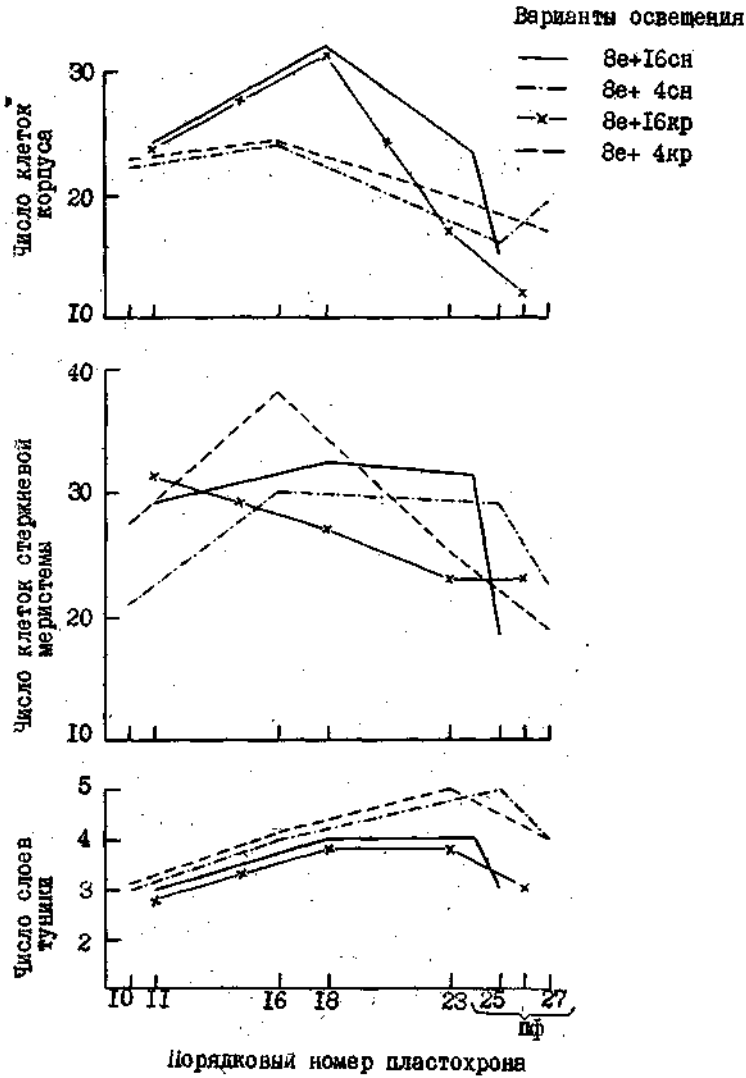


Рис. 6. Количественные изменения меристематических зон конуса нарастания растений третьей группы, сорта Воронежский (К-7), при разных световых режимах; пф. - показатели к началу формирования в конусе нарастания префлоральной мантии.

Глава УП. Связь между первичными процессами органогенеза и морфогенезом растений

Данные анализа первичных процессов органогенеза и морфологических признаков развитых органов позволяли предположить между ними наличие определенных связей. Онтогенетические изменения в конусе нарастания отражались в особенностях дифференциации органов, что оставляло след в некоторых дальнейших процессах их формирования. Разбираемые структурные корреляции опосредованы через многие процессы развития и физиологические корреляции в организме. Тем не менее, проведенные исследования позволяют проследить возникновение метамерной изменчивости, по ряду признаков, в ранние периоды органогенеза.

Количество меристемы в конусе нарастания влияет на ритм органогенеза. Поэтому в первой группе растений, у которых конус нарастания был значительно меньше, чем у растений третьей группы, ритм закладывания зачатков был более замедленным. Величина среднего пластохрона в первой группе составляла 3-5 дней; во второй группе пластохрон равнялся 2-3 дня и в третьей - 1,7-2,0 дня.

В процессе роста, по мере активации и увеличения количества меристемы конуса нарастания, ускоряется ритм закладывания зачатков. Так, период дифференциации листового первичного бугорка сокращался от 2-3-х до 1-го дня к II-му пластохрону (Воронежский, К-7); к этому же моменту более коротким становится период обособления в листовом зачатке гистогенных зон, в том числе маргинальных инициальных полей (табл.4). Большая длительность периодов первичной дифференциации зачатка листа и его гистогенных меристем относится к тому времени, когда в конусе нарастания преобладает антиклинальная пролиферация поверхностной меристемы. Образующиеся в это время листовые примордии 5-10 узлов в дальнейшем развиваются в самые крупные листья. Наоборот, начиная с 10-го и, особенно, с 13-го пластохрона на 50% удлиняется период внутрипочечного роста и дифференциации тканей листа; однако период завершающего роста листьев верхней половины побега сокращался. Размеры листьев, начиная с 10-го пластохрона также сокращались. Изменение продолжительности периодов тканевой дифференциации и завершающего роста, очевиднее всего, стоит в зависимости от изменений общих процессов метаболизма в связи с

Таблица 4

Продолжительность фаз морфогенеза листьев растений третьей группы, сорта  
Воронежский (К-7), 1973 г. (число дней)

		Порядковые номера узлов															
		4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	
I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
-	-	-	4	3	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1
Дифференциация первичного примоordia																	
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Первичный терминальный рост и дифференциация маргинальных меристем																	
-	-	-	3	4	5	5	6	6	6	4	3	3	4	1	1	1	1
Внутрипочечная дифференциация тканей листа																	
-	-	-	II	II	II	II	II	II	II	II	II	II	II	II	II	II	II
53	28	26	25	25	23	20	17	15	13	11	10	10	9	8	6	4	3

фотсиндукцией генеративного цикла развития.

В условиях неблагоприятных световых режимов ( $8e+16kr$ ,  $8e+4ca$ ,  $8e+4kr$ ), когда у растений первой группы, Португалия (К-22), в период вегетативного органогенеза закладывалось до 28-51 листьев, вместо 8-ми в оптимальном варианте ( $8e+16ca$ ), листья средней крупнолистной формации при задержке развития были почти в 2 раза крупнее и охватывали 6-21 узлы (см. рис.4). Конус нарастания этих растений обогащался поверхностной меристемой; он имел 4-х слойную туннику с антиклинальной пролиферацией на протяжении от I3 до 20 пластохрона. В это же время размеры корпуса, стержневой меристемы и общая глубина меристематизации сокращались до I5-I7 пластохрона, оставаясь, затем, с I7 до 30 пластохрона в одном и том же состоянии, при малом количестве клеток (см.рис.5). Наблюдалась связь между уровнем дифференциации стержневой меристемы и зоной *побега* наиболее вытянутых <sup>и</sup> междузлий, <sup>и</sup> как при нормальном развитии растений, так и во всех вариантах опыта. Наиболее развитая стержневая меристема в конусе нарастания наблюдалась во время I3-I8-го пластохронов по общему числу клеток и по глубине, до 22-го пластохрона - по числу рядов. Анатомически прослеживалась в это время ранняя дифференциация междузлий в зачаточных метамерах. Указанные особенности в первичном органогенезе коррелируют с наблюдаемой наибольшей длиной I3-20-го междузлий развитого побега (рис.7). Та же корреляция наблюдалась у растений первой группы в неблагоприятных условиях освещения: после I5 пластохрона уменьшался объем стержневой меристемы в конусе нарастания и длина междузлий после I5-го метамера резко сокращалась (см.рис. 3,5).

Боковые оси ветвления развиваются из пазушных меристем, которые у однолетних катранов являлись первичного происхождения из меристемы конуса нарастания главной оси. Однако заложение нижних, средних и верхних метамеров побега начиналось в разные периоды развития, в которые конус нарастания имел различную анатомическую структуру; поэтому первичные процессы органогенеза проходили иначе. I-4-й метамеры формировались из конуса нарастания состоящего из двуслойной тунники и частично сформированного корпуса. Образующийся метамер был представлен, в основном, листовым зачатком; клетки двуслойной угловой меристемы обнаруживали



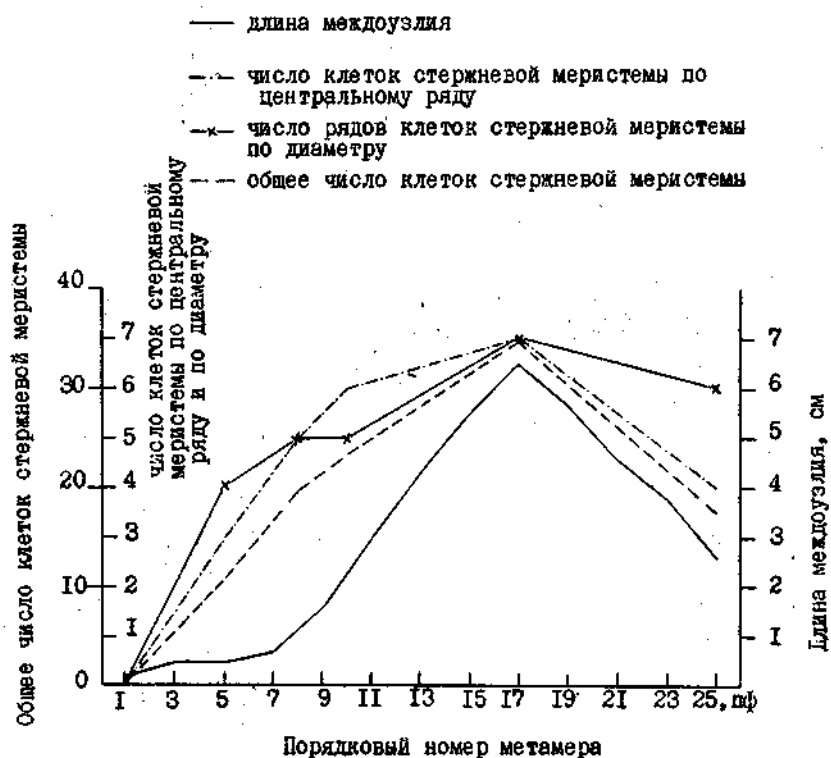


Рис. 7. Параллелизм изменчивости в онтогенезе количественных показателей дифференциации стержневой меристемы конуса нарастания и длины развитых междоузлий по метамерам побега у растений третьей группы, Воронежский (К-7).

Таблица 5

Формирование пазушных почек и боковых осей по узлам побега *Strawbe*  
*strussiana* Носбст. Воронежский (К-7) 1974 г.

№ узлов главной оси побега	Число дней			Этап органогенеза к началу роста боковой оси	В пазушных почках	В термина- льной почке	Число веге- тативных метамеров
	Формирования пазушной почки (II этап органогенеза)	Внутрипочеч- ного органогенеза	Роста пазушной оси				
1-4	33-37	7-9	22-24	II		IV	11-17
5-8	9-18	4-6	16-20	III-IV		У	12-17
9-12	5-7	8-10	13-18	IV-V		У	10-14
13-15	2-4	12-16	9-12	У		VI	9-14
16-18	1-2	17-22	6-8	VI-VII		VII	3-4
19-25	1-2	23-24	4-6	VII		IX	1-2

первые признаки клеточной дифференциации и пазушный конус нарастания начинал появляться через длительный срок, только после завершения роста кроющего листа. 5-16 метамеры закладывались в конус нарастания с развитым кордусом и пазушный конус нарастания начинал формироваться во время внутривершинной дифференциации кроющего листа. При заложении верхних (17-25) метамеров происходило одновременное заложение не только листа и междоузлия, но и пазушного конуса нарастания. Таким образом, боковые ветви начинала формироваться из качественно различной меристемы и в разные фазы роста и дифференциации кроющего листа. Так, в третьей группе (Воронежский, К-7) наиболее продолжительный период дифференциации из пазушных меристем почек (33-37 дней) наблюдался в нижних узлах; в 5-8 узлах он значительно сокращался, примерно, в 2-3 раза; в последующих узлах - до 7-5 и 1-2 дней (табл.5). Первыми переходили в префлоральное состояние боковые почки верхних и средних узлов. Рост пазушных осей начинался при различной развитости пазушных почек, от II до VII этапов органогенеза. Чем на более раннем этапе органогенеза пазушная почка переходила к росту, тем сформированная боковая ось была длиннее и имела большее число вегетативных метамеров.

## В В О Д Я

1. Образцы *Стамбе abyssinica Hochst.* отличающиеся продолжительностью этапов органогенеза и, в связи с этим, объемом вегетативной и генеративной зон побега, степенью бокового ветвления и другими признаками морфогенеза, были разделены на три группы. По ряду признаков они соответствуют морфофизиологическим типам (по Куперман, 1969). Генеративный органогенез (III этап органогенеза) начинается в зависимости от условий года, в первой и во второй группах через 20-35 дней от посева; в третьей группе - через 30-41 день. Соответственно, в первой группе вегетативная зона побега состояла из 6-7 метамеров, во второй - из 12-16-ти, в третьей - из 22-26-ти метамеров.

2. Вид *Стамбе abyssinica Hochst.* относится к дл. однодневным, ускоряющим развитие в условиях преобладания света

синей части спектра. Различные по географическому происхождению и морфогенезу образцы обладают разной степенью требовательности фотоиндукции, вплоть до наличия "нейтральной" реакции.

3. Растения более скороспелой группы обладали меньшим объемом меристемы конуса нарастания и более замедленным пластохронным ритмом, по сравнению со второй и третьей группами.

4. Первичный вегетативный органогенез, как и у других однолетних крестоцветных, проходит при активной антиклинальной пролиферации поверхностной меристемы конуса нарастания, который имеет многослойную тунку.

При усилении меристематизации в процессе роста изменялось соотношение антиклинальной, периклинальной и поперечной пролиферации слоев меристемы конуса нарастания.

С развитием кордуса и стержневой меристемы в конусе нарастания порядок инициации боковых органов изменяется. При заложении листьев нижней формации первичный меристематический бугорок образуется вначале за счет антиклинальной пролиферации наружных 2-х слоев тунки, после чего появляются периклинальные деления во 2-м слое. Инициация листьев средней и верхней формации начинается возникновением периклинальных делений в 3-м слое тунки.

При задержке развития в неблагоприятных условиях освещения усиливается поверхностная антиклинальная пролиферация меристемы и увеличивается объем вегетативной зоны побега.

5. Указанные изменения пролиферации меристематических слоев влияли на относительность процессов инициации элементов метамера, отражаясь в онтогенетической метамерной изменчивости. В связи с этим, от нижних к верхним метамерам ускорялись первичные процессы органогенеза междоузлий и пазушных почек.

Количественные определения объема зон конуса нарастания позволили проследить корреляция между уровнем дифференциации стержневой меристемы и длиной междоузлий.

6. Дифференциация органов цветка проходит в терминальной меристеме зачатков боковых осей и совершается во времени последовательно. Генеративные органы начинают закладываться внутри зачаточного бутона образованного ранним развитием первого круга околоцветника.

7. Образование цветковых зачатков происходит на протяжении всего периода вегетации растения. В плоды развиваются те цветки, которые заложались у растений I-й группы до начала цветения (IX этап органогенеза) первых цветков в нижней части соцветия, во второй группе - к концу эмбриогенеза (X-XI этапы органогенеза) и в третьей группе - до гаметогенеза (VI этап органогенеза).

8. Морфофизиологические исследования образцов разного эколого-географического происхождения *Crabwe abyssinica* Hochst. из коллекции ВИР могут иметь практическое значение при его селекции.

#### Список работ по материалам диссертации

1. Ростовцева З.П., Кадыркулова С. Морфогенез катрана абиссинского. "Вестник Московского ун-та", сер.биология, почвоведение, № 4, 1974.
2. Ростовцева З.П., Кадыркулова С. Особенности развития и морфогенеза форм вида катрана абиссинского. "Докл.ВАСХНИЛ", № 12, 1974.
3. Ростовцева З.П., Кадыркулова С. Дифференциация пазушных меристем в связи с метамерной изменчивостью бокового ветвления *Crabwe abyssinica* Hochst. "Вестник Московского ун-та" (в печати), № 3, 1976.
4. Кадыркулова С. Реакция образцов катрана абиссинского (*Crabwe abyssinica* Hochst.) на различные световые режимы. "Труды Киргизского гос.ун-та", сер. биологических наук (в печати).

Материалы диссертации докладывались на заседаниях лаборатории биологии развития растений МГУ (1974-1975).