

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Н. А. ОРДИНА

**О МЕТОДИКЕ ИЗУЧЕНИЯ МЕРИСТЕМАТИЧЕСКОЙ
ДЕЯТЕЛЬНОСТИ**

(Представлено академиком Н. В. Цициным 15 III 1952)

При изучении интеркалярной меристемы злаков перед нами встал вопрос о разработке методики, которая позволила бы объективно судить о деятельности меристематической ткани. Метод прямого наблюдения меристематических очагов не дает возможности судить ни о темпах деления, ни о протяженности меристематической зоны, ни о результатах этой деятельности. К тому же результаты подобных наблюдений всегда являются весьма субъективными. Мы разработали методику, которая позволяет получить объективные данные о характере деятельности меристематической ткани в различных ее участках, судить о протяженности зоны деления, зоны растяжения и зоны постоянных тканей, а также о темпах меристематической деятельности.

При разработке методики мы исходили из того, что частота клеточных делений обратно пропорциональна размеру соответствующих клеток (в данном случае речь идет о клетках одной и той же ткани). Возможность подобного подхода подтверждается работой М. С. Навашина (1). На основании изучения деятельности меристематической ткани диплоидного и тетраплоидного кок-сагыза он пришел к выводу о наличии обратной зависимости между темпом клеточных делений и линейными размерами клеток, или, иначе, прямой зависимости между темпом клеточных делений и удельной поверхностью клеток (поскольку отношение линейных размеров является мерой удельных поверхностей). Положение это тем более применимо к клеткам меристематической ткани одного и того же растения.

Как известно, интеркалярная меристема приурочена к основанию междоузлий злаков. Она функционирует в течение некоторого времени, а затем переходит в постоянные ткани. Интеркалярная меристема представляет собой основную меристему, в которой размещены уже формирующиеся сосудисто-волокнистые пучки.

Учет деятельности меристематической ткани можно было производить, исходя из размеров клеток, дающих начало сердцевинной паренхиме, тканям первичной коры или эпидермису. Мы остановились на меристеме, дающей начало сердцевинной паренхиме, исходя из того, что она представлена тканью с более крупными клетками и дает начало однообразной ткани (сердцевинной паренхиме), в то время как остальная меристематическая ткань имеет более мелкие клетки и дает начало разнообразным элементам.

Клетки интеркалярной меристемы расположены правильными рядами, и деления их идут преимущественно поперечными перегородками (что объясняет и правильное рядовое размещение клеток). Благодаря такому

направлению деления клеток и дальнейшему их удлинению происходит рост междоузлий в длину.

Поскольку по мере дифференцировки клеток меристематической ткани изменение размеров клеток происходит, главным образом, по длинной оси клеток и это удлинение во много раз превосходит удлинение в радиальном и тангентальном направлении, изменением величины поперечных диаметров можно пренебречь и за основу для измерения взять аксиальный диаметр.

В каждом исследуемом междоузлии бритвой от руки изготовлялись продольные радиальные срезы, которые рассматривались затем в глицерине. При рассматривании в глицерине стенки клеток кажутся блестящими, и никакой окраски производить не нужно. Измерения производились всегда на клетках, расположенных к центру от медуллярных пучков, причем измерялись клетки 2-го, 3-го и 4-го ряда. Измерения производились от основания исследуемого междоузлия через каждый миллиметр на протяжении 15 мм и дальше через каждые 3 мм (это связано с тем, что интеркалярная зона сдвинута к основанию междоузлия). На каждом уровне производилось по 10 измерений и из них вычислялось среднее арифметическое. На основании полученных данных вычерчивались кривые, причем по оси ординат откладывались размеры клеток в микронах, а по оси абсцисс — расстояние от нижнего узла в миллиметрах.

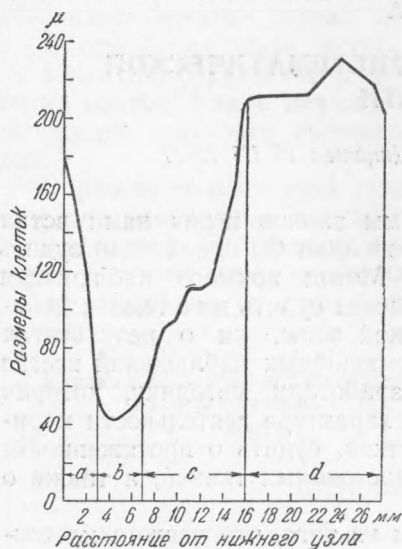


Рис. 1

В качестве примера приведем данные, полученные для второго междоузлия яровой пшеницы Лютесценс 62 (первым междоузлем мы считаем первое над узлом кущения). Удлинение второго междоузлия происходило в течение 7 дней (в нашем опыте с 15 по 22 VI). За это время длина этого междоузлия увеличилась от 1—2 до 60—70 мм. Для изучения отбирались средние экземпляры в начале, середине и конце удлинения и после окончания удлинения второго междоузлия (см. рис. 2).

Для облегчения понимания методики остановимся на рассмотрении рис. 1, характеризующего междоузлие, достигшее примерно половины своей окончательной длины. Из кривой рис. 1 видно, что вся длина междоузлия составляет 28 мм. Размеры клеток по длине междоузлия уменьшаются от основания междоузлия на протяжении примерно 3 мм (зона *a*), затем на протяжении последующих 4 мм меняются незначительно (зона *b*), затем снова резко возрастают на протяжении следующих 9 мм (зона *c*) и на протяжении последних 12 мм остаются почти без изменения (зона *d*). Зона *b* соответствует зоне клеточных делений (зона интеркалярной меристемы), зоны *a* и *c* — зоны растяжения клеток, а зона *d* — зона постоянных тканей. Интересно отметить, что появление пористых сосудов, которое означает окончание растяжения, всегда совпадает с переходом кривой от зоны *c* к зоне *d*. Аналогичные зоны можно выделить и при рассмотрении других графиков.

Рис. 1 дает возможность рассчитать число клеток по длине соответствующего междоузлия (т. е. число клеток, образованных к данному моменту деятельностью интеркалярной меристемы), что дает возможность судить о темпах меристематической деятельности. Для этого разби-

ваем кривую на ряд участков и рассчитываем средний размер клеток для каждого участка. Кривую, представленную на рис. 1, можно разбить на четыре зоны: *a*, *b*, *c*, *d*. Протяженность зоны *a* равна 3 мм, средний размер клеток этой зоны равен 117 μ ; следовательно, число клеток на протяжении этой зоны равно ~ 26 . Таким же путем можно рассчитать число клеток и для остальных зон. Суммируя число клеток всех зон, получим число клеток на протяжении всего междоузлия.

Сравнение кривых для отдельных фаз формирования междоузлия (см. рис. 2) позволяет прийти к следующим выводам.

1. Зона деления, незначительная в начале функционирования, быстро увеличивается, достигает своего предельного размера и затем снова убывает. Наибольшая толщина ее составляет ~ 6 мм. Заметное сокращение зоны начинается с момента формирования постоянных тканей.

Растяжение клеток вставочной зоны начинается с нижнего конца, но происходит очень медленно. Растяжение клеток над меристематической зоной начинается позднее, но происходит очень быстро, и почти все постоянные ткани формируются над зоной вставочного роста. После начала формирования постоянных тканей протяженность верхних зон растяжения изменяется незначительно и составляет 10—12 мм.

Незначительное отодвигание зоны деления от узла имеет очень большое значение. Отсутствие анатомических данных о структуре и деятельности интеркалярной меристемы не позволяло точно судить о локализации зоны вставочного роста. Почти во всех известных нам руководствах авторы ограничиваются указанием на то, что зоны вставочного роста у злаков находятся над стеблевым узлом. Применение предлагаемой нами методики позволяет установить, что во всех случаях зоны интеркалярного роста находятся не непосредственно над узлом, а отодвинуты участком постоянных тканей. Как уже указывалось, это имеет очень большое биологическое значение. Во-первых, в зоне непосредственно под меристемой происходит заложение придаточных корней. Вполне понятно, что формирование корней в зоне деления нарушило бы целостность меристематической зоны. Во-вторых, подобное строение основания междоузлия делает возможным изгибание стебля при выпрямлении после полегания.

2. Аксиальный диаметр клеток меристематической зоны в период ее наибольшей активности составляет от 20 до 40 μ , а затем активность быстро падает. Клетки, достигшие 80 μ , теряют способность к меристематической деятельности. Для того чтобы убедиться в этом, можно для каждой кривой рассчитать число соответствующих ей клеток (как было показано выше). Так, расчеты для кривых рис. 2 дают следующие результаты: *I* — 30 клеток, *II* — 180, *III* — 248, *IV* — 264, *V* — 270.

Отсюда видно, что в начале деятельности меристематической зоны

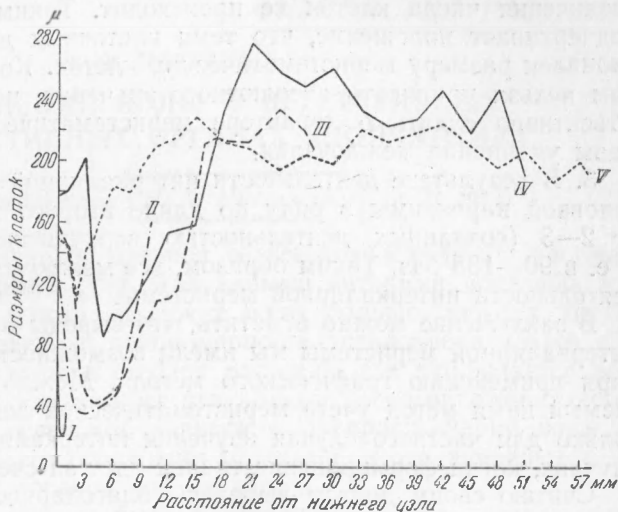


Рис. 2. I—V—последовательные этапы растяжения междоузлия

наименьший аксиальный диаметр клеток этой зоны составляет 20 μ и число клеток по длине междоузлия равняется 30; в результате деятельности меристематической зоны число клеток в ряду увеличилось до 180, а размер клеток меристематической зоны увеличился до 35—45 μ . В результате последующей деятельности зоны вставочного роста число клеток возросло до 248, а размер клеток за это время достиг 42—50 μ . В дальнейшем деление клеток почти прекращается, что доказывается тем, что число клеток увеличивается только на 16. Но наименьший размер клеток за это время возрастает до 85—100 μ . В дальнейшем увеличения числа клеток не происходит. Таким образом, это еще раз подчеркивает положение, что темп клеточных делений обратно пропорционален размеру меристематических клеток. Конечно, полученным цифрам нельзя приписать абсолютного значения, но по ним можно вполне объективно судить о характере меристематической зоны в различные фазы удлинения междоузлия.

3. В результате деятельности интеркалярной меристемы число клеток основной паренхимы в ряду по длине второго междоузлия возрастает от 2—3 (созданных деятельностью верхушечной меристемы) до 270, т. е. в 90—135 раз. Таким образом, всё междоузлие формируется за счет деятельности интеркалярной меристемы.

В заключение можно отметить, что выводы о характере деятельности интеркалярной меристемы мы имели возможность сделать только благодаря применению графического метода. Можно надеяться, что предлагаемый нами метод учета меристематической деятельности применим не только для частного случая изучения интеркалярного роста, но и в тех случаях, когда формирование тканей идет за счет верхушечного роста.

Считаю своим долгом выразить благодарность чл.-корр. АН СССР П. А. Баранову за советы и указания при проведении данного исследования.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР

Поступило
3 I 1952

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ М. С. Навашин, Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова, сер. 7, Морфология и анатомия растений, в. 2 (1951).