



77. *Dynesius M., Jansson R.* Evolutionary consequences of changes in species geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2000. Vol.97, № 16. P.9115–9120.
78. *Taylor D.W., Hickey L.J.* Flowering plant origin, evolution and phylogeny. N.Y.: Chapman, Hall, 1996. 403 p.
79. *Красилов В.А.* Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1989. 263 с.
80. *Тахтаджян А.Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.
81. *Raven P.H., Axelrod D.I.* Angiosperm biogeography and past continental movements // *Ann. Missouri Bot. Gard.* 1974. Vol.61. P.539–673.

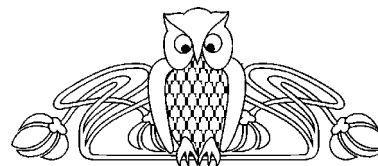
82. *Frakes L.A., Francis J.E., Syktus J.I.* Climate Modes of the phanerozoic. Cambridge: Cambridge Univ. press, 1992. 274 p.
83. *Webb T.* Eastern North America // *Vegetation history*. Т. III. Kluwer Acad. Publ., 1988. P.385–414.
84. *Кашин А.С., Демочко Ю.А., Мартынова В.С.* Кариотипическая изменчивость в популяциях апомиктичных и половых видов агамных комплексов Asteraceae // *Ботан. журн.* 2003. Т.88, № 9. С.35–54.
85. *Кашин А.С., Березуцкий М.А., Кочанова И.С. и др.* Основные параметры системы семенного размножения в популяциях некоторых видов Asteraceae в связи с действием антропогенных факторов // *Ботан. журн.* 2007. Т.92, № 9. С.1408–1427.

УДК 581.145

МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РЕАЛИЗАЦИИ ПРОДУКЦИОННОГО ПРОЦЕССА У ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ

С.А. Степанов

Саратовский государственный университет,
кафедра микробиологии и физиологии растений
E-mail: StepanovSA@info.sgu.ru



Изучены особенности развития конуса нарастания и примордиев листьев эмбрионального побега зародыша зерновки пшеницы сортов *T. aestivum* и *T. durum*. На генотипах *T. aestivum* исследованы закономерности роста и развития конуса нарастания, листьев, влияние дефолиации на морфогенез главного побега, реализация элементов продуктивности при изменении донорно-акцепторных отношений.

Ключевые слова: пшеница, зародыш зерновки, конус нарастания побега, пластохрон, рост листьев, дефолиация, source-sink.

Morphogenesis of Feature of Realization Production of Process at Spring Wheat

С.А. Степанов

On group of genotypes *T. aestivum* and *T. durum* studied features of development of shoot apex and primordium leaves of embryo shoot of a germ seed wheat. On genotypes *T. aestivum* investigated laws of growth and development of shoot apex, leaves, influence defoliation on morphogenesis of the main shoot, realization of elements of production at change the source-sink of the relationships.

Key words: wheat, germ seed, shoot apex, plastochron, leaves growth, defoliation, source-sink.

Введение

Постоянно возобновляемым источником энергии на Земле являются растения. Свойственный им фототрофный тип питания есть обязательное, но недостаточное звено аккумуляции квантов света, осуществляемой в ходе продукционного процесса. Понимание

данной аксиомы пришло постепенно – от признания за фотосинтезом главенствующей роли в создании биомассы растений [1] до статуса фотосинтеза как элемента в единой цепи аккумуляции энергии на уровне целого растения [2]. Получило признание суждение [3], что фотосинтетическое увеличение биомассы растения возможно на основе постоянно идущих явлений формообразования на разных уровнях его организации.

В онтогенезе побега пшеницы наблюдается динамичная трансформация межметамерных отношений, приводящая в итоге к образованию единой аттрагирующей зоны (колоса) и донорных морфоструктур – листьев, междоузлий стебля.

В данной работе изучались морфогенетические особенности реализации межметамерных отношений побега пшеницы в ходе продукционного процесса.

Методика

Объектом исследования являлись виды пшеницы: *T. aestivum* – 18 сортов, *T. durum* – 28 сортов. Основные наблюдения и учеты проводились в мелкоделяночных опытах на



полях пристанционного селекционного севооборота НИИСХ Юго-Востока.

Для определения степени развития главной почки зародышей зерновок видов и сортов пшеницы использовали неповрежденные, выровненные по размеру семена, взятые из средней части колоса главного побега. Для выявления динамики роста конуса в период вычленения им метамеров вегетативной и генеративной зон побега с момента посева зерновок пробы брали через 1–3 дня до завершения формирования зачаточного колоса. Абсолютная скорость роста конуса в течение пластохрона рассчитывалась по формуле $C = (H_2 - H_1)/t$, где H_1 – высота конуса нарастания в ранней фазе пластохрона, H_2 – высота конуса нарастания в поздней фазе пластохрона, t – продолжительность пластохрона. Относительная скорость роста конуса определялась по формуле $V = (S_n - S_1) / S_1 T \times 100\%$, где S_n – площадь сечения среза конуса в поздней фазе; S_1 – площадь сечения среза конуса, находящегося в ранней фазе пластохрона; T – продолжительность пластохрона [4]. Доля развития цитогистологических зон конуса нарастания устанавливалась по микрофотографиям.

Определение динамики роста листьев и их частей – пластинки и влагалища, их абсолютно сухой биомассы проводили на группе из 20 растений, взятых через день с момента посева до прекращения линейного роста. Удаление 1-го листа (опыт 1) осуществляли в момент достижения пластинкой листа 1/2 части своей окончательной длины, удаление 3–4-го листьев (опыт 2) – по достижении пластинкой 3-го листа 1/3 своей окончательной длины. Абсолютную скорость роста примордиев, пластинки и влагалища 1–8-го листьев побега рассчитывали по формуле $C = (L_2 - L_1) / (t_2 - t_1)$; относительную скорость – по формуле $V = \{(L_2 - L_1) / L_1 \times (t_2 - t_1)\} \times 100\%$, где L_1 и L_2 – длина примордия, пластинки или влагалища в моменты времени t_1 и t_2 [5]. Анатомические исследования проводили по общепринятой методике [6]. Для выявления взаимосвязи роста и развития конуса нарастания и листьев главного побега со структурой урожая в конце вегетации брали по 25 растений в каждой из трёх полевых

повторностей. Статистическую обработку данных проводили с помощью компьютерной программы Microsoft Excel.

Результаты исследования и их обсуждение

Особенности развития конуса нарастания и примордиев листьев эмбрионального побега зародыша зерновки пшеницы. Анализ развития зародышей зерновок показал, что к концу эмбриогенеза конус нарастания и примордиев листьев эмбрионального побега зародыша пшеницы могут в зависимости от эндо- и экзогенных условий вегетации достигать различного состояния, определяемого генотипом сорта. В частности, различия отмечены по номеру и фазе пластохрона, высоте и ширине конуса нарастания побега. По годам репродукции некоторые сорта характеризуются стабильным числом метамеров эмбрионального побега зародыша, другие в разные годы могут иметь различное число.

По группе из 18 сортов мягкой яровой пшеницы длина примордиев листьев составляла: 1-го – от 811 до 1121 мкм ($НСР_{0,95} = 89$ мкм), 2-го – от 290 до 407 мкм ($НСР_{0,95} = 57$ мкм), 3-го – от 148 до 206 мкм ($НСР_{0,95} = 21$ мкм). По группе из 28 сортов твердой яровой пшеницы длина примордиев листьев составляла: 1-го – от 950 до 1405 мкм ($НСР_{0,95} = 113$ мкм), 2-го – от 225 до 428 мкм ($НСР_{0,95} = 49$ мкм), 3-го – от 107 до 240 мкм ($НСР_{0,95} = 31$ мкм). Наличие примордия 4-го листа у некоторых сортов отмечалось в виде валика у основания конуса нарастания эмбрионального побега. Наиболее существенные различия по длине примордиев отмечены между сортами с разной продолжительностью вегетации и временем районирования. При сравнении длины примордиев листьев зародыша зерновок у сортов одного года репродукции, было отмечено, что между ними ежегодно сохраняется устойчивое различие по суммарной абсолютной длине 1–3-го примордиев, абсолютной и относительной длине (% от суммарной длины) 1-го и 2-го примордиев, несмотря на варьирование значений каждого из определяемых признаков по годам вегетации.

Выявленные особенности развития эмбрионального побега зародыша зерновок объясняют феномен увеличения урожая при посеве семенами разных лет репродукции [7]. Принимая во внимание значимость быст-



рого возрастания листовой поверхности на ранних этапах развития проростка, положительно коррелирующей с продуктивностью сорта [8], следует, на наш взгляд, использовать определяемые параметры развития эмбрионального побега зародыша зерновки – состояние конуса нарастания, абсолютную и относительную длину примордиев листьев в качестве маркеров, позволяющих дать предварительную оценку потенциальной продуктивности сортов.

Основные закономерности роста и развития конуса нарастания главного побега яровой пшеницы. Органогенная деятельность конуса нарастания эмбрионального побега с момента прорастания зерновки проявляется в виде комплекса функциональных изменений, определяемых как пластохронные (связанные с вычленением отдельных зачаточных метамеров) и онтогенетические (представленные его последовательным ростом и развитием).

Продолжительность формирования метамеров вегетативной зоны побега *T. aestivum* составляет от 16 до 24 дней, что зависело от генотипа сорта и условий вегетации с момента посева семян. На фоне высоких положительных температур минимальное время вычленения конусом нарастания вегетативных метамеров побега наблюдалось у сортов с коротким вегетационным периодом. За этот период закладывается от 4-х до 9-ти метамеров, в итоге к концу вегетативной фазы их общее число составляет от 8 до 12 шт. Средняя продолжительность пластохрона варьирует в зависимости от генетических особенностей сортов и условий вегетации, сокращаясь к концу вегетативной фазы органогенеза от 6.3 до 0.5 дней. По степени возрастания размеров конуса нарастания в отдельные пластохроны и к концу вегетативной фазы могут наблюдаться сортовые различия.

По завершении формирования метамеров вегетативной зоны побега отмечается возрастание конуса нарастания (при оценке по ранней фазе пластохрона): в высоту – в 2.2–3 раза, в ширину – в 1.5–1.6 раза. К концу вегетативной фазы отношение высоты конуса к его ширине становится равным 0.8–1.2. Длина зачаточных метамеров вегетативной зоны побега составляет от 30 до 70 мкм.

В период формирования метамеров вегетативной зоны побега наблюдается увеличение абсолютной скорости роста конуса нарастания от 3.38 мкм/день (4-й пластохрон) до 160 мкм/день (8-й пластохрон), при этом отмечается сортовая специфичность. Понижение температуры, даже кратковременное, способствует уменьшению абсолютной скорости роста конуса нарастания побега.

Рост конуса нарастания побега сопровождается изменением выраженности цитогистологических зон, в частности, уменьшением доли туники и увеличением доли стержневой меристемы, при этом отмечаются сортовые различия.

При достижении отношения высоты конуса нарастания к его ширине 1.0–1.2 он, продолжая вытягиваться и далее, формирует метамеры генеративной зоны побега. Продолжительность формирования метамеров генеративной зоны побега составляет от 8 до 12 дней, при этом закладывается от 8 до 16 зачаточных колосков, т.е. примерно 1–1.3 колоска за сутки. Высота и ширина терминального конуса в последующем, в процессе формирования метамеров генеративной зоны побега, имеют значения в пределах 100–110 мкм.

По мере продолжающегося роста терминального конуса нарастания с одновременным периодическим заложением метамеров дифференциация по их морфологической выраженности в средней части оси формирующегося колоса и его нижней и верхней частей углубляется. Фаза сегментации конуса, отмеченная ранее [9], нами не наблюдалась. На момент инициации верхушечного колоска длина зачаточного колоса составляет от 986 мкм до 1546 мкм, что зависит от сортовой принадлежности и условий вегетации.

Наблюдается различие между фенофазным состоянием проростка и развитием конуса нарастания побега между скороспелыми и позднеспелыми сортами, что, очевидно [10], определяется различной актиноритмической реакцией проростков сравниваемых форм яровой пшеницы.

Рост и развитие листьев в онтогенезе яровой пшеницы. На фоне пластохронных и онтогенетических изменений конуса нарастания побега пшеницы одновременно осуществляется рост и развитие образующихся



метамеров с первоначальным доминированием листа. При этом для яровой пшеницы можно отметить некоторые особенности. Рост листа происходит в состоянии примордия и занимает значительное время – от 4 до 17 дней, что зависит от его положения в системе метамеров побега пшеницы. Абсолютная длина влагалища при инициации лигулы составляла для всех метамеров побега от 100 до 400 мкм, тогда как соотносительная длина пластинки и влагалища в этот момент специфична для каждого метамера, варьируя от 2.6 : 1 (7-й метамер) до 74 : 1 (2-й метамер).

С момента формирования лигулы рост каждой из частей листа – пластинки и влагалища – происходит относительно независимо. Кривые абсолютной и относительной скорости роста пластинки и влагалища листьев специфичны для каждого из метамеров побега и могут иметь многовершинный вид. Максимальные значения абсолютной скорости роста пластинки листьев в 1.2–5.2 раза превышают значения влагалищ листьев, исключая 7-й или 8-й листья, для которых абсолютный максимум скорости роста влагалищ может быть в 1.4–2.6 раза больше, чем у пластинок листьев.

Максимальные значения абсолютной скорости роста листьев для исследуемых сортов *T. aestivum* составляли: а) для пластинки – от 18.6 мм/день (2-й лист) до 60.4 мм/день (5-й лист); б) для влагалища – от 3.05 мм/день (1-й лист) до 50.3 мм/день (8-й лист). Во все годы исследования для всех сортов отмечалось снижение максимума абсолютной скорости роста пластинки 2-го листа относительно 1-го и последующих листьев. Установлено различие сортов по абсолютной и относительной скорости роста пластинки и влагалища листьев.

От нижних к верхним метамерам побега пшеницы отмечается сортоспецифичность по продолжительности роста пластинки и влагалища, общей продолжительности роста листьев (в состоянии примордиев + после инициации лигулы). Для исследуемых сортов мягкой яровой пшеницы средняя продолжительность роста листа в длину составляет: пластинки – от 10 до 21 дней, влагалища – от 12 до 22 дней. Завершение роста 1-го листа

совпадает по времени с ускорением роста 3-го листа, 2-го – с ускорением роста 4-го листа и т.д., что свидетельствует, на наш взгляд, о постоянной трансформации межметамерных отношений в онтогенезе пшеницы.

Влияние дефолиации на рост и развитие побега пшеницы. Один из возможных экспериментальных подходов к решению проблемы взаимоотношений метамеров заключается в нарушении целостности растения путем частичной дефолиации или частичного удаления корней. Полное или частичное удаление листьев вызывает глубокие изменения в росте и развитии растения пшеницы, главным образом в сторону угнетения этих процессов [11, 12].

Дефолиация оказывала влияние на рост и развитие конуса нарастания побега, что выражалось в замедлении роста конуса; в различии числа формирующихся метамеров генеративной зоны побега пшеницы в одноименные сроки вегетации; при этом отмечалась специфичность в отношении того, площадь какого из листьев подверглась изменению. Отмечались также сортовые особенности влияния изменения площади листьев на рост и развитие конуса нарастания, других листьев побега яровой пшеницы.

Механическое удаление пластинки 1-го или 3-го и 4-го листьев приводило к увеличению или уменьшению длины примордиев других листьев в зависимости от их положения в системе метамеров побега, изменению соотносительного развития пластинки и влагалища листьев в момент инициации лигулы. Существенное уменьшение длины пластинки (% от длины примордия) характерно, как правило, для позже формирующихся листьев.

Изменение соотносительного развития пластинки и влагалища листьев на момент инициации лигулы у примордиев проявляется в последующем онтогенезе листьев: абсолютной и относительной скорости роста; длины пластинки и влагалища на разных временных этапах роста; продолжительности роста и развития пластинки и влагалища.

Дефолиация отражалась на относительной длине (% от суммарной) пластинки и влагалища на отдельных временных отрезках



роста и по его завершении, а также на продолжительности фаз роста других листьев, при этом наблюдалась специфичность в уровне изменений частей листа – пластинки и влагалища.

Различие эндо- и экзогенных условий, при которых осуществлялся рост и развитие листьев, как и других элементов метамеров, определяет специфичность их анатомической организации, что проявляется в уровне макро- и мезоструктуры листьев, других элементов метамеров побега. Изменение межметамерных отношений в случае дефолиации отражалось на развитии отдельных клеток пластинок других листьев.

Реализации элементов продуктивности при изменении донорно-акцепторных отношений в онтогенезе побега пшеницы. Искусственное изменение площади листовой поверхности, как следует из результатов эксперимента, способствует формированию популяции растений пшеницы, имеющих разное число листьев на стебле – от шести до девяти; при этом наблюдается сортовая специфичность.

Общей тенденцией для исследуемых сортов в случае удаления пластинки 1-го листа является уменьшение длины листьев 3-го и 4-го метамеров и увеличение доли пластинки 2-го (наиболее выражено), 5-го и 7-го листьев побега. Дефолиация сказывалась на развитии боковых побегов в структуре растения.

Изменение площади листовой поверхности отражалась на длине колоса, приводило к изменению доли растений, имеющих разное число колосков и зерновок в колосе пшеницы, при этом также наблюдалась сортовая специфичность.

Таким образом, проведенные исследования позволяют заключить, что особенности инициации, роста и развития метамеров, оп-

ределяемые на уровне отдельной донорно-акцепторной единицы и их совокупности при складывающихся агроклиматических условиях, непосредственно отражаются на структуре агропопуляции растений и величине урожая пшеницы.

Библиографический список

1. Тимирязев К.А. Солнце, жизнь и хлорофилл // Тимирязев К.А. Соч.: В 10 т. М.: Сельхозгиз, 1937. Т.1. С.177–445.
2. Ничипорович А.А. Фотосинтез и рост в эволюции растений и в их продуктивности // Физиология растений. 1980. Т.27, вып.5. С.942–961.
3. Мокроносов А.Т. Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма // 42-е Тимирязевские чтения. М.: Наука, 1983. 64 с.
4. Чельцова Л.П., Аветисова Л.В. К методике изучения роста верхушки побега пшеницы // Биологические науки. 1974. №7. С.134–144.
5. Williams R.F. The shoot apex and leaf growth: a study in quantitative biology. L.; N.Y.: Camb. Univ. Press., 1975. 256 p.
6. Джессен У. Ботаническая гистохимия. М.: Мир, 1965. 377 с.
7. Белецкий А.П., Иващур Л.Д. Использование экологической разнокачественности семян для получения дополнительного урожая яровой пшеницы Саратовская 29 в условиях Кокчетавской области // Технология выращивания зерновых культур в Кокчетавской области. Кокчетав: Кн. изд-во, 1985. С.171–177.
8. Шульгин И.А., Щербина И.П., Панкрухина Т.В. Об энергетическом эффекте регуляции урожая нижними листьями // Биологические науки. 1988. №10. С.71–82.
9. Куперман Ф.М. Морфофизиология растений. М.: Высш. шк., 1984. 288 с.
10. Мошков Б.С. Актиноритмизм растений. М.: Агропромиздат, 1987. 272 с.
11. Мокроносов А.Т., Иванова Н.А. Особенности фотосинтетической функции при частичной дефолиации растений // Физиология растений. 1971. Т.18, №4. С.668–676.
12. Chapman D.F., Lemaire G. Morphogenetic and structural determinants of plant growth after defoliation // N. Z. J. Agric. Res. 1993. Vol.26. P.159–168.