Длительность акцепторной зависимости фитомеров и колоса побега пшеницы

***Г.А. Козлечков**, к.б.н., **О.А. Целуйко**, к.с.-х.н.,*
Донской зональный НИИСХ РАСХН

В побеге пшеницы базовым повторяющимся строительно-функциональным блоком является фитомер. Фитомер состоит из трёх взаимосвязанных частей: листовой пластинки (лп) – листового влагалища (лв) – междоузлия (мд) с почкой в его основании, если междоузлие укороченное. В фитоморфологии установлено, что части фитомера растут в строгой последовательности: вначале – лп, затем – лв и завершает рост мд. Зоны роста лп, лв, мд, благодаря остаточной интеркалярной меристеме, всегда находятся в их основании и под защитой трубки из влагалищ уже выросших листьев [1].

Последовательно закладывающиеся на конусе нарастания и затем формирующиеся фитомеры строят физическую ось побега и его листовую фотосинтезирующую поверхность. Такая структура ростовых процессов приводит к тому, что формирующиеся фитомеры от момента заложения их зачатков, а также и зачатка будущего колоса, и по момент появления их листовых пластинок (а также вершины колоса) под непосредственное прямое освещение (начало автотрофного питания) находятся в полной акцепторной зависимости от предыдущих уже выросших листьев, которые поставляют часть своих ассимилятов на их формирование. Как указывает А.Л. Курсанов, принципиальная схема транспорта и распределения ассимилятов в целом растении состоит в том, что зоны, находящиеся в состоянии роста, ориентируют на себя поток ассимилятов [2]. Исследования показывают, что закономерности морфогенеза впервые позволяют не только зафиксировать, но и измерить длительность акцепторной зависимости как фитомеров, так и колоса.

Материалы и методы исследований. Экспериментальная часть работы выполнена в ГНУ Донской НИИСХ Россельхозакадемии. Объекты исследований – виды пшениц коллекции ВИР. Применяли системную методику исследований, разработанную на базе пшениц различной плоидности и геномного состава [3, 4].

Результаты исследований. Природа побега пшеницы как системы упорядоченно взаимосвязанных вегетативных и репродуктивных органов при морфогенетическом исследовании позволяет отразить ход их формирования во времени в виде необратимых последовательностей их морфологических состояний и структурных моделей. В основе такой возможности лежат следующие явления.

1. Это строгая необратимая последовательность хода формирования эмбриональных структур фитомера и последовательных этапов роста его листовой пластинки, листового влагалища и междоузлия (рис. 1, 2). Условия среды могут приостановить ростовые формообразовательные процессы, но характер последовательности изменить не могут.

2. Заложение зачатков фитомеров, формирование их эмбриональных структур и этапы роста их частей происходят в едином ритме,

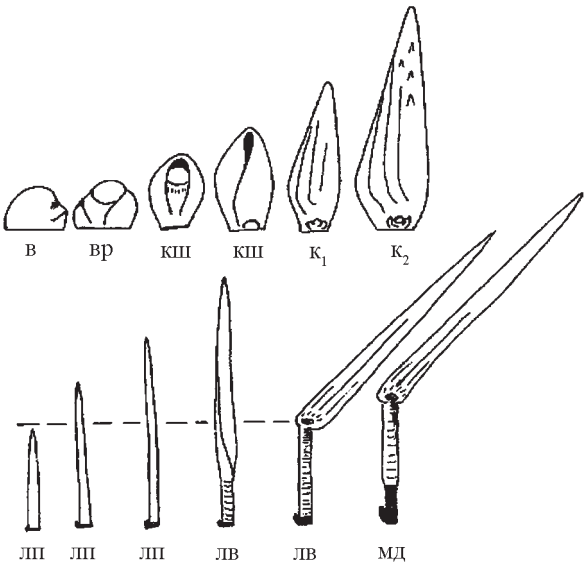

Рис. 1 – Последовательное преобразование эмбриональных морфоструктур фитомера пшеницы (от в по $к_2$) и последующие этапы роста его листовой пластинки (лп), листового влагалища (лв) и междоузлия (мд)

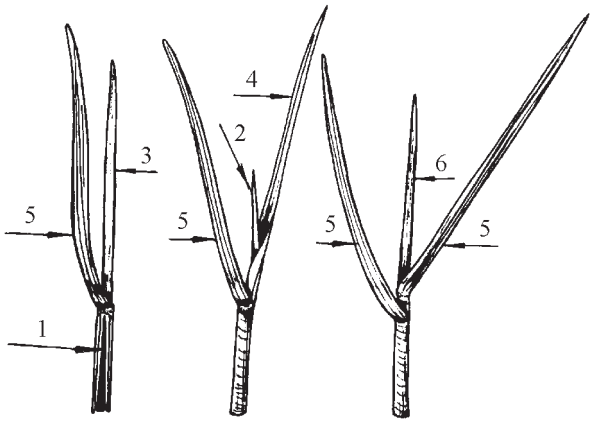

Рис. 2 – Этапы роста листовой пластинки:
5 – первый и второй листья, окончившие рост; 3 и 4 – явные этапы роста второго листа над влагалищем сформированного первого; 1 – скрытый (внутри листовой пластинки второго листа и листового влагалища первого) и явный (2 и 6) рост третьего листа; 1–1, 1–2, 2–1 – морфологические состояния (морфофазы) побега, где в левой позиции – число сформированных, а в правой – число растущих листьев на явном этапе их роста

1. Формирование побега пшеницы как системы фитомеров в вегетативный период

Морфофазы побега	Ход формирования эмбриональных структур фитомера в необратимой последовательности в–вр–кш–$к_1$–$к_2$ и последовательный рост его листовой пластинки (лп), листового влагалища (лв) и междоузлия (мд)															
	колеоптиле (кл) и порядковые номера фитомеров															
	кл	1		2		3		4		5		6		7		
0–0	**К**	**$К_1$**		**КШ**		**ВР**										
0–кл	кл	**лп**		**$К_1$**		**КШ**		**В**								
кл–1		лп	лв	**лп**		**$К_1$**		**ВР**		**В**						
кл–2			лв	лп		**$К_2$**		**КШ**		**ВР**		**В**				
1–1			лв	лп	лв	**лп**		**$К_1$**		**ВР**		**ВР**		**В**		
1–2			мд		лв	лп		**$К_2$**		**КШ**		**ВР**		**ВР**		
2–1					лв	лп	лв	лп		**$К_1$**		**КШ**		**ВР**		
2–2					мд		лв	лп		**$К_2$**		**КШ**		**ВР**		
3–1							лв	лп	лв	**лп**		**$К_1$**		**КШ**		
3–2							мд		лв	лп		**$К_2$**		**КШ**		
4–1									лв	лп	лв	**лп**		**$К_1$**		
4–2									мд		лв	лп		**$К_2$**		
5–1											лв	лп	лв	**лп**		
5–2											мд		лв	лп		
6–1													лв	лп	лв	
6–2													мд		лв	
7–1															лв	
7–2															мд	

Примечания:
0–0: исходное строение зародыша побега зрелой зерновки.
Эмбриональные структуры фитомера: в – валик, вр – воротничок, кш – капюшон, $к_1$ – колпачок с заложенной в его основании точкой роста и зачатком предлиста будущего бокового побега, $к_2$ – колпачок с точкой роста, зачатком предлиста и зачатком первого листа будущего бокового побега.
0–кл: морфофаза прорастания, далее кл–1, кл–2, 1–1, 1–2, ... 4–1, 4–2, ... 7–1, 7–2: морфофазы (ростовые формообразовательные акты) побега, где в левой позиции – число окончивших рост, а в правой – число растущих органов побега (колеоптиле, листья), лп – этап скрытого роста листовой пластинки фитомера

объединяющем фитомеры в составе побега в единую целостную систему. Результаты таких согласованных ростовых формообразовательных актов выражаются в необратимой последовательности дискретных возрастных морфологических состояний (морфофаз) побега, которые чётко фиксируются по соотношению уже выросших и ещё растущих органов (колеоптиле, листья). Фенофазы являются интегральными отрезками жизни побега и состоят из морфофаз. В вегетативный период на конусе закладываются поочередно зачатки фитомеров по одному за морфофазу.

3. Каждая морфофаза побега характеризуется только ей присущим общим числом фитомеров и их морфологическим состоянием.

В модели (табл. 1) по вертикали получают отражение ход формирования фитомеров у побегов последовательно увеличивающегося возраста (последовательно сменяющихся морфофаз). По горизонтали получают отражение общее число фитомеров побега конкретной морфофазы и морфологическое состояние каждого из них.

Такая модель обладает новыми познавательными возможностями, в том числе и возможностью измерения длительности акцепторной зависимости фитомеров. Общая длительность формирования фитомеров (Y) от заложения их зачатков в виде валика (в) или воротничка (вр) и по окончание формирования междоузлия (мд) упорядоченно связана с положением фитомера в побеге, которое может быть отражено его порядковым номером (X): $Y = X + 7$, где X – порядковый номер фитомера. В общую длительность формирования первых двух фитомеров от начала

2. Границы периодов вегетативного (●), периода заложения зачатков колосков (▲), цветков (■) и времени начала отмирания (сброса) цветков (♦) у растений пшениц с различным общим числом листьев их главного побега

Последовательные морфофазы побега и их порядковые номера (Y)							
28							12–кс
27							**12–0' ♦**
26						11–кс	■ 12–0
25						11–0' ♦	■ 11–1'
24					10–кс	■ 11–0	■ 11–1
23					10–0' ♦	■ 10–1'	■ 10–2
22				9–кс	■ 10–0	■ 10–1	■ 10–1
21				9–0' ♦	■ 9–1'	■ 9–2	■ 9–2
20			8–кс	■ 9–0	■ 9–1	■ 9–2	■ 9–1 ▲
19			8–0'♦	■ 8–1'	■ 8–2	■ 8–2	■ 8–2 ▲
18		7–кс	■ 8–0	■ 8–1	■ 8–1	■ 8–1 ▲	8–1 ▲
17		7–0' ♦	■ 7–1'	■ 7–2	■ 7–2	■ 7–2 ▲	7–2 ▲
16	6–кс	■ 7–0	■ 7–1	■ 7–1	■ **7–1**▲	7–1 ▲	7–1 ▲
15	6–0' ♦	■ 6–1'	■ 6–2	■ 6–2	■ 6–2▲	6–2 ▲	6–2 ▲
14	■ 6–0	■ 6–1	■ 6–1	■ 6–1▲	6–1▲	6–1 ▲	6–1 ▲
13	■ 5–1'	■ 5–2	■ 5–2	■ 5–2 ▲	5–2▲	5–2 ▲	5–2 ▲
12	■ 5–1	■ 5–1	■5–1▲	5–1▲	5–1▲	5–1 ▲	5–1 ▲
11	■ 4–2	■ 4–2	■ 4–2▲	4–2▲	4–2▲	4–2 ▲	4–2 ▲
10	■ 4–1	■ 4–1 ▲	4–1▲	4–1▲	4–1▲	4–1 ▲	● 4–1
9	■ 3–2	■ 3–2 ▲	3–2▲	3–2▲	3–2▲	● 3–2	● 3–2
8	■ 3–1▲	3–1 ▲	3–1▲	3–1▲	● 3–1	● 3–1	● 3–1
7	■ 2–2▲	2–2 ▲	2–2 ▲	● 2–2	● 2–2	● 2–2	● 2–2
6	2–1▲	2–1 ▲	● 2–1	● 2–1	● 2–1	● 2–1	● 2–1
5	1–2 ▲	● 1–2	● 1–2	● 1–2	● 1–2	● 1–2	● 1–2
4	● 1–1	● 1–1	● 1–1	● 1–1	●1–1	● 1–1	● 1–1
3	● кл–2	● кл–2	● кл–2	● кл–2	● кл–2	● кл–2	● кл–2
2	● кл–1	● кл–1	● кл–1	● кл–1	● кл–1	● кл–1	● кл–1
1	● 0–кл	● 0–кл	● 0–кл	● 0–кл	● 0–кл	● 0–кл	● 0–кл
	6	7	8	9	10	11	12 X

Число листьев главного побега

заложения зачатка и по окончание формирования междоузлия (мд) входит время их морфогенеза в эмбриональный период и время их формирования начиная с прорастания (морфофаза 0-кл).

Длительность акцепторной зависимости первых двух фитомеров от начала заложения зачатка и по первый этап скрытого роста листовой пластинки (лп в модели выделено жирным щрифтом) равна четырём морфофазам. Длительность акцепторной зависимости (Y) фитомеров третьего и последующих упорядоченно возрастает в зависимости от порядкового номера (X) фитомера: $Y = X + 2$. Анализ модели позволяет отметить, что в общей длительности формирования фитомеров период акцепторной зависимости фитомера значительно превосходит период формирования его листовой пластинки – от появления её под непосредственное освещение и по окончание формирования листа. Так, зависимый акцепторный период пятого фитомера равен семи морфофазам (в–вр–вр–кш–$к_1$–$к_2$–лп), тогда как период автотрофного питания (это морфофазы 3–2, 4–1, 4–2 и 5–1) равен четырём морфофазам.

Длительность акцепторной зависимости колоса начинается с началом перехода побега в репродуктивное состояние, когда после заложения зачатка флагового листа в следующую морфофазу на конусе начинается заложение зачатка будущего колосоносного междоузлия и первых члеников будущего колоса.

Исследования показали, что переход в репродуктивное состояние, время окончания заложения зачатков колосков и выхода в трубку, время начала отмирания (сброса) части менее развитых зачатков цветков связаны с общим числом листьев главного побега и его конкретными морфофазами, т.е. связаны с внутренним возрастным состоянием побега (табл. 2).

Общая длительность акцепторной зависимости формирующегося колоса (Y) побега находится в упорядоченной связи с общим числом его листьев (X): $Y = X + 5$.

Вывод. Закономерности морфогенеза побега создают возможность измерения длительности акцепторной зависимости фитомеров и колоса от заложения их зачатков на конусе нарастания и по последний этап их скрытого роста. Длительность акцепторной зависимости (Y) фитомеров третьего и последующих упорядоченно возрастает в зависимости от порядкового номера (X) фитомера: $Y = X + 2$. Общая длительность акцепторной зависимости формирующегося колоса (Y) побега также упорядоченно связана с общим числом его листьев (X): $Y = X + 5$.

Литература

1. Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 360 с.
2. Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растении. М.: Наука, 1976. 647 с.
3. Козлечков Г.А. Системный подход к познанию морфогенеза растений // Вестник сельскохозяйственной науки. 1986. № 11. С. 64–70.
4. Козлечков Г.А. Новые закономерности формирования элементов продуктивности растений пшеницы в процессе морфогенеза. Новочеркасск: Лик, 2010. 303 с.