

## **Природная соподчинённость соотношения общего числа листьев главного и боковых побегов первого порядка растения пшеницы**

*Г.А. Козлечков, к.б.н., ФГБНУ Донской зональный НИИСХ*

В исследованиях о злаковых растениях отмечается, что в боковых побегах, как дикорастущих, так и

культурных растений, число узлов (соответственно и листьев) всегда меньше по сравнению с главным. Т.И. Серебрякова отмечает: «По Шоуте, первый боковой побег имеет на три узла меньше, чем

материнский, а каждый следующий в зоне кушения отличается на один узел от предыдущего» [1]. Аналогичные данные приводят Г.М. Добрынин и Н.Я. Ламан [2, 3]. По данным П.К. Иванова, первый боковой побег имеет только на один узел меньше главного, второй боковой побег – на два и т.д. [4]. Выяснение соподчинённости главного и боковых побегов по общему числу их листьев не является чем-то отвлечённым. Боковые побеги первого порядка вносят преобладающий вклад в величину продуктивности растения, поэтому небезразлично, какое соотношение по числу листьев главного и боковых побегов может вноситься в разрабатываемые перспективные модели сортов растений пшеницы [5, 6]. Обоснованность требований селекционера должна учитывать естественный природный морфотип растения.

Задача исследования – показать природную соподчинённость формирования главного и боковых побегов первого порядка в биологическом времени с позиции морфогенеза.

**Материалы и методы исследований.** Объекты исследований – виды пшениц различного геномного состава и уровня ploидности, имеющиеся в коллекции Донского зонального НИИСХа. Методика проведения морфогенетических исследований изложена автором в ранее опубликованных работах [7, 8].

**Результаты исследований.** Физическое вегетативное тело побега строится его фитомерами. Фитомер побега состоит из листовой пластинки (лп), листового влагалища (лв) и междоузлия (мд). Зачаток фитомера, заложившийся на конусе нарастания в виде валика (в), последовательно преобразуется в форму воротничка (вр), капюшона (кш) и замкнутого колпачка (к). Ось будущего бокового побега закладывается в основании фитомера, имеющего капюшонообразную форму. Зачатки же предлиста (аналога клеоптиле) и первого листа будущего бо-

кового побега появляются у фитомеров, имеющих уже колпачкообразную форму, – соответственно у  $k_1$  и  $k_2$ . Фитомер структуры  $k_2$  приступает далее к последовательному росту своих листовой пластинки (лп), листового влагалища (лв) и междоузлия (мд). Форму (морфоструктуру) зачатков и ход последовательного формирования фитомеров можно видеть на рисунках 1 и 2. Закладка зачатков фитомеров, ход их последующего формирования и роста в составе побега происходит согласованно. Это открыло возможность отражения хода формирования побега в виде структурной модели с использованием при этом индексов эмбриональных морфоструктур фитомера (в, вр, кш,  $k_1$ ,  $k_2$ ) и этапов роста его листовой пластинки (лп), листового влагалища (лв) и междоузлия (мд). В модели по горизонтали (табл. 1) получают отражение морфофаза (её цифровой индекс) побега, общее число его фитомеров и морфологическое состояние каждого из них (морфоструктура или уже этап роста его составной части), характерные для каждой конкретной морфофазы. По вертикали получают отражение всего хода формирования фитомера – от начала его заложения на конусе нарастания и до окончания роста его междоузлия.

Почка зародыша первого бокового побега закладывается на первом фитомере главного побега, имеющего морфоструктуру колпачка ( $k_1$ ) уже при формировании почки зародыша главного побега. Препарирование зрелых зерновок показало, что далеко не во всех зерновках можно обнаружить зачаток почки первого бокового побега.

Запаздывание начала заложения почки побега может сказываться на величине числа его листьев. Препарирование главного побега, начиная с прорастания (морфофаза 0–кл, кл – индекс клеоптиле) и далее в каждую очередную морфофазу (кл–1, кл–2, 1–1 и т.д.) показало, что время начала заложения почки второго и последующих

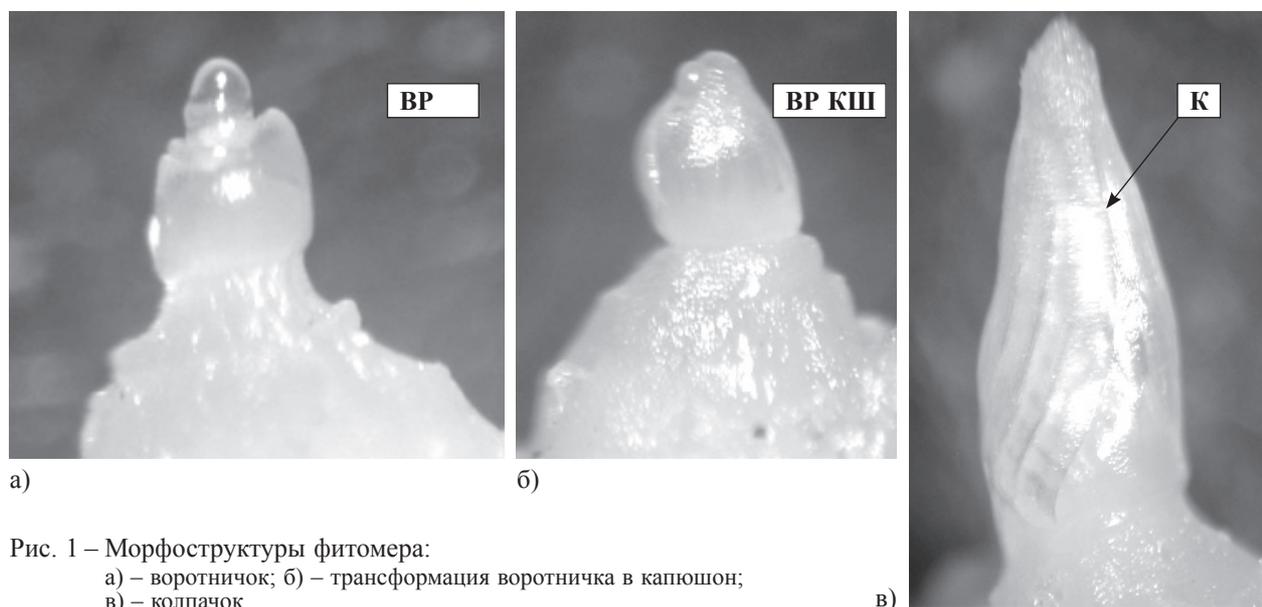


Рис. 1 – Морфоструктуры фитомера:

а) – воротничок; б) – трансформация воротничка в капюшон;  
в) – колпачок

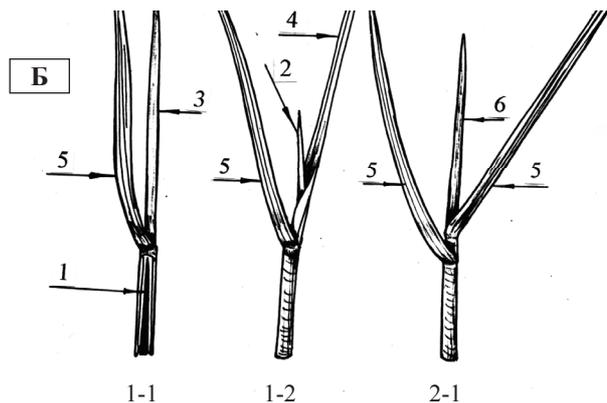
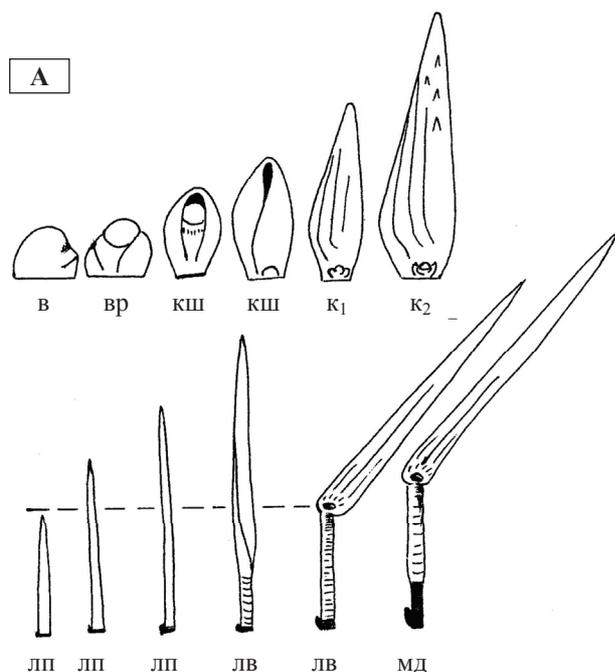


Рис. 2 – Последовательное преобразование эмбриональных морфоструктур фитомера пшеницы (от в по к<sub>2</sub>) и последующие этапы роста его листовой пластинки (лп), листового влагалища (лв) и междоузлия (мд) [А]. Этапы роста листовой пластинки: 5 – первый и второй листья, окончившие рост; 3 и 4 – явные 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 (Б)

1. Формирование побега пшеницы как системы фитомеров в вегетативный период во времени по последовательности морфофаз

Морфофазы побега	Ход формирования эмбриональных структур фитомера в необратимой последовательности в – вр – кш – к <sub>1</sub> – к <sub>2</sub> 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	<b>К</b>	<b>К<sub>1</sub></b>	<b>КШ</b>	<b>ВР</b>						
0-кл	кл	лп	<b>К<sub>1</sub></b>	<b>КШ</b>	<b>В</b>					
Кл-1		лп	лв	лп	<b>К<sub>1</sub></b>	<b>ВР</b>	<b>В</b>			
Кл-2			лв	лп	<b>К<sub>2</sub></b>	<b>КШ</b>	<b>ВР</b>	<b>В</b>		
1-1			лв	лп	лв	лп	<b>К<sub>1</sub></b>	<b>ВР</b>	<b>ВР</b>	<b>В</b>
1-2			мд		лв	лп	<b>К<sub>2</sub></b>	<b>КШ</b>	<b>ВР</b>	<b>ВР</b>
2-1					лв	лп	лв	лп	<b>К<sub>1</sub></b>	<b>КШ</b>
2-2					мд		лв	лп	<b>К<sub>2</sub></b>	<b>КШ</b>
3-1							лв	лп		<b>К<sub>1</sub></b>
3-2							лв	лп		<b>К<sub>2</sub></b>
4-1							лв	лп	лв	лп
4-2							мд		лв	лп
5-1									лв	лп
5-2									мд	
6-1									лв	лп
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<sub>1</sub> – колпачок с заложеной в его основании точкой роста и зачатком предлиста будущего бокового побега, к<sub>2</sub> – 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

2. Формирование главного (гп) и боковых (бп) побегов пшеницы по последовательности морфофаз и изменение общего числа их листьев в вегетативный и репродуктивный периоды

		7-кс	22	6-кс	21	5-кс	20	4-кс	18
8-кс	24	7-01	21	6-01	20	5-01	19	4-01	17
8-01	23	7-0	20	6-0	19	5-0	18	4-0	16
8-0	22	6-11	19	5-11	18	4-11	17	3-11	15
8-1	21	6-1	18	5-1	17	4-1	16	3-1	14
7-11	20	5-2	17	4-2	16	3-2	15	2-2	13
6-2	19	5-1	16	4-1	15	3-1	14	2-1	12
6-1	18	4-2	15	3-2	14	2-2	13	1-2	11
5-2	17	4-1	14	3-1	13	2-1	12	1-1	10
5-1	16	3-2	13	2-2	12	1-2	11	пл-2	9
4-1	15	3-1	12	2-1	11	1-1	10	пл-1	8
4-1	14	2-2	11	1-2	10	пл-2	9	0-пл	7
3-2	13	2-1	10	1-1	9	пл-1	8	пл	6
3-1	12	1-2	9	пл-2	8	0-пл	7	к	5
2-2	11	1-1	8	пл-1	7	пл	6	кш	4
2-1	10	пл-2	7	0-пл	6	к	5	вр	3
1-2	9	пл-1	6	пл	5	кш	4	вр	2
1-1	8	0-пл	5	к	4	вр	3	в	1
Кл-2	7	пл	4	кш	3	вр	2	БП 4	
Кл-1	6	к	3	вр	2	в	1		
0-кл	5	кш	2	в	1	БП 3			
к	4	вр	1	БП 2					
к1	3	БП 1							
кш	2								
вр	1								
ГП									

Примечание: цифры 1, 2, ..7 – биологический возраст побега в морфофазах; 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). Кл – колеоптиле, пл – предлист бокового побега (аналог колеоптиле главного побега). Индексы эмбриональных морфоструктур растущего фитомера в почках главного и боковых побегов: **в** – валик, **вр** – воротничок, **кш** – капишон, **к** – колпачок (выделены жирным шрифтом)

боковых побегов жёстко связано с возрастом побега главного и не является случайным. Почка второго бокового побега закладывается в морфофазу 0-кл (это фаза шильца), третьего – в следующую очередную морфофазу кл-1 (над колеоптиле растёт листовая пластинка первого листа). Почка четвертого и последующих побегов закладываются соответственно в морфофазы 1-1, 2-1 и т.д. Это показывает, что почки второго и последующих боковых побегов закладываются на главном не одновременно, а последовательно друг за другом, что определяет уменьшение общего числа их листьев. Проведённые исследования показали, что ход формирования главного и боковых побегов происходит согласованно, в едином пространственно-временном ритме для всего растения [7, 8]. В вегетативный период это выражается в том, что, когда на конусе нарастания главного побега закладывается очередной зачаток его фитомера, на конусе нарастания бокового побега в это же время закладывается свой очередной зачаток фитомера, а все ранее заложенные зачатки за это же время переходят в свои очередные морфоструктуры или уже этапы роста. Согласованный ход формиро-

вания главного и боковых побегов сохраняется и в репродуктивный период по колошение включительно (табл. 2).

Из структурной модели следует, что соподчинение главного и боковых побегов первого порядка по числу их листьев является упорядоченным: число листьев первого бокового побега на единицу меньше, чем у главного, а у каждого последующего бокового побега – также на единицу меньше по сравнению со смежным предыдущим. Благодаря этому общее число листьев бокового побега (Y) оказывается в зависимости от его порядкового номера (x) на главном побеге, который имеет N листьев от первого по флаговый:  $Y = N - x$ . Эти результаты с позиции морфогенеза подтверждают данные Н.И. Иванова [4].

**Выводы.** Морфогенетические исследования показывают, что в основе упорядоченного соотношения главного и боковых побегов по числу их листьев лежат два явления, характерные для морфогенеза побега. Время начала заложения зачатков почек боковых побегов жёстко связано с возрастом главного побега и не является произвольным. Ход формирования главного и его

боковых побегов происходит согласованно, в едином пространственно-временном ритме для всего растения. Эти два явления обуславливают упорядоченную соподчинённость главного и его боковых побегов по общему числу их листьев, которую можно выразить математически:  $Y = N - x$ , где  $N$  – число листьев главного побега,  $Y$  – число листьев бокового побега,  $x$  – порядковый номер бокового побега на главном.

### Литература

1. Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. С. 237.
2. Добрынин Г.М. Рост и формирование хлебных и кормовых злаков. Л.: Колос, 1969. С. 275.
3. Ламан Н.А., Янушкевич Б.Н., Хмурец К.И. Потенциал продуктивности хлебных злаков. Минск: Наука и техника, 1987. С. 224.
4. Иванов П.К. Яровая пшеница. М.: Огиз-Сельхозгиз, 1948. С. 551.
5. Кумаков В.А. Физиологическое обоснование моделей сортов пшеницы. М.: Агропромиздат, 1985. С. 270.
6. Климашевский Э.Л. Генетический аспект минерального питания растений. М.: Агропромиздат, 1991. С. 414.
7. Козлечков Г.А. Системный подход к познанию морфогенеза растений // Вестник сельскохозяйственной науки. 1986. № 11. С. 64–70.
8. Козлечков Г.А. Новые закономерности формирования элементов продуктивности растений пшеницы в процессе морфогенеза. Новочеркасск: Лик, 2010. С. 303.