Министерство образования и науки Российской Федерации
Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова

Морозова З.А., Мурашев В.В.

**Пшеница, коленница, дазирпирум:
особенности морфогенеза,
филогенетические
взаимосвязи**

монография

*Работа выполнена по теме ЦИТИС:
АААА-А16-116021660105-3*

ISBN 978-5-4480-0079-9

Тамбов-Москва
2017

ukonf.com/mon

Морозова З.А., Мурашев В.В.

Пшеница, коленица, дазирпирум: особенности морфогенеза, филогенетические взаимосвязи: монография. М-во образования и науки РФ, МГУ им. М.В. Ломоносова. Тамбов-Москва: ООО «Консалтинговая компания Юком», 2017. 104 с.

ISBN 978-5-4480-0079-9

DOI: 10.17117/mon.2017.01.01

<https://ukonf.com/doc/mon.2017.01.01.pdf>

РИНЦ: <http://elibrary.ru/item.asp?id=27504027>

Информация об авторах:

Морозова З.А., д.б.н., с.н.с., МГУ им. М.В. Ломоносова, г. Москва

Мурашев В.В., к.б.н., в.н.с., МГУ им. М.В. Ломоносова, г. Москва

Работа выполнена по теме ЦИТИС: АААА-А16-116021660105-3

В монографии представлены данные многолетнего исследования с учетом филогенетических взаимосвязей видов морфогенеза растений видов рода *Triticum* L., видов рода *Aegilops* L. – доноров геномов В, D, G пшеницы, и вида *Dasypyrum villosum* (L.) P. Candargy, предполагаемого донора генома A^b.

Многолетний анализ морфогенеза сравниваемых видов показал – структурная организация растений (архитектурная модель) у видов пшеницы и ее диких сородичей однопорядковая, присущая однолетним злакам.

На первых этапах развития растений всех исследованных видов действуют общие регуляторные механизмы формирования вегетативных фитомеров. На генеративной фазе развития начинают действовать видовые и индивидуальные регуляторные механизмы, определяющие своеобразие жизненных форм этих видов, а в пределах видов и каждого индивида

Информация об издании предоставлена в систему Российского индекса научного цитирования – **РИНЦ** по договору № 856-08/2013К

Электронная версия опубликована в **Электронной библиотеке** (свидетельство о регистрации СМИ Эл № ФС 77-57716) и находится в свободном доступе на сайте: **ukonf.com/mon**

Монография. Формат 60×84/16. Усл. печ. л. 6,50. Тираж 500 экз.

Издательство ООО «Консалтинговая компания Юком»

Адрес редакции: Россия, 392000, г. Тамбов, а/я 44

E-mail: mon@ukonf.com

© 2017, Морозова З.А., Мурашев В.В.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
1. Основные структурные закономерности морфогенеза пшеницы, коленницы и дазипирума.....	7
2. Сопоставление структурной организации растений видов <i>T. urartu</i> Thum. ex Gandil. (геном A ^u), <i>Ae. longissima</i> Schw. et Muschl. (геном B), <i>T. dicoccoides</i> Schweinf. (геном A ^u B).....	27
3. Видовые особенности морфогенеза однолетних злаков на примере тетраплоидных видов пшеницы подрода <i>Triticum</i>	40
4. Морфогенез видов <i>T. persicum</i> Vav. (геном A ^u B), <i>Ae. tauschii</i> Coss. (геном D) – потомков скрещивания – и гексаплоидных видов (геномы A ^u B D).....	48
5. <i>Dasypyrum villosum</i> (L.) Candarqy – потенциальный донор генома A ^b пшениц подрода <i>Boeoticum</i>	62
6. Сопоставление морфогенеза видов <i>T. boeoticum</i> (L.) Bois (геном A ^b) и <i>Ae. speltoides</i> Tausch. (геном G).....	74
7. Морфогенез полиплоидных видов пшеницы подрода <i>Boeoticum</i> Migusch. et Dorof. Степень влияния геномов A ^b и G.....	82
8. Черты специализации морфогенеза пшеницы и ее диких сородичей – коленницы и дазипирума	93
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	100
СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМЫХ ИСТОЧНИКОВ	101

ВВЕДЕНИЕ

Пшеница относится к семейству злаков (Poaceae), одному из высокостоящих специализированных семейств в классе однодольных, а как объект естественного отбора она принадлежит к жизненной форме травянистых розеткообразующих однолетников (Серебрякова, 1971; Цвелев, 2005: 75-86).

В результате проводившихся в течение последних 30 лет морфолого-ботанических, географических, цитологических, биохимических, иммунологических и других исследований видов пшеницы и эгилопса был уточнен возможный ход эволюции в роде *Triticum*.

Уже давно известно, что виды рода *Triticum* делятся по числу хромосом на три морфологически четко обособленных группы: диплоидную, тетраплоидную и гексаплоидную. Виды родов *Triticum* L. и *Aegilops* L. участвовали в становлении полиплоидной пшеницы. Два генома A^u и A^b – принадлежат дикорастущим диплоидным видам пшеницы, остальные три генома – В, D, G – роду *Aegilops* L. Донором генома В, по-видимому, явился *Ae. longissima*, генома D – *Ae. tauschii* и генома G – *Ae. speltoides*. Донором генома A^b пшеницы, по мнению ряда исследователей, является *Dasypyrum villosum*.

Исследование биологии и морфогенеза пшеницы, и ее диких родичей, как и их геномных связей, чрезвычайно важно для установления эволюционного пути становления культурных форм *Triticum*. Вопрос о значении габитуальных признаков для построения схем филогенетических отношений неоднократно поднимался в ботанической литературе. Работа Т.И. Серебряковой (1971) блестящий пример такого использования.

Описательное изучение морфогенеза кроме онтогенетического аспекта может и должно иметь и филогенетический аспект. Исследования морфогенеза пшеницы в филогенетических связях еще очень немногочисленны.

Закономерности структурной организации видов рода *Triticum* были предметом многолетнего изучения в лаборатории биологии развития кафедры высших растений биофака МГУ. Обобщения по закономерностям морфогенеза видов пшеницы представлены в работах авторов (Мурашев, 1976;

Морозова, 1986, 2013; Морозова, Мурашев, 2009, Мурашев, Морозова, 2013). С восьмидесятых годов в исследование включили и диких сородичей пшеницы: 6 видов рода *Aegilops* – доноров геномов B, D, G и вид *Dasypyrum villosum*, предположительного донора генома A^b подрода *Boeoticum*.

Системные наблюдения морфогенеза видов рода *Triticum*, а также родов *Aegilops* и *Dasypyrum* в 2004 – 2010 гг. производили с учетом общих закономерностей морфогенеза пшеницы, выявленных в предшествующих исследованиях лаборатории биологии развития растений.

Изучая морфогенез видов пшеницы, коленицы и дазипирума с восьмидесятых годов прошлого столетия и по настоящее время мы исходили из представлений о фитомере, как основной структурной единице слагающей побеги высших растений (Серебрякова, 1971; Цвелев, 2005: 155-173), этапности органогенеза (Куперман, Ржанова, Мурашев и др., 1982), и о взаимозависимостях формообразовательных процессов в индивидуальном развитии, то есть о роли корреляций в формообразовании (Синнот, 1963; Шмальгаузен, 1982).

Предлагаемая работа состоит из разделов, в которых последовательно обсуждаются особенности морфогенеза видов родов *Triticum*, *Aegilops*, *Dasypyrum* – потомков участников каждого этапа эволюционных преобразований в роде *Triticum*.

Считаем, что исследование морфогенеза видов пшеницы, как и их родичей коленицы и дазипирума, морфогенетическими методами чрезвычайно важно для подтверждения геномных связей и эволюционного пути становления культурных форм *Triticum*.

Для характеристики видов и представлений об эволюционных связях видов родов *Triticum*, *Aegilops*, *Dasypyrum* использовали материалы фундаментальных монографий тритикологов ВИРа – «Культурная флора СССР. I. Пшеница, 1979», «Пшеницы мира» (1987), работ П.М. Жуковского (1928), К.А. Фляксбергера (1935, 1938), М.М. Якубцинера (1932), П.А. Гандиляна (1980), теоретических работ Н.Н. Цвелева (2005), и фундаментального труда Ю.А. Филипченко по генетике мягких пшениц (1979).

В нашей работе все разделы расположены согласно системе рода *Triticum*, принятой тритикологами ВИРа. Предлагаемая ими система базируется на учете геномного состава видов и наличия или отсутствия ряда главных генов в доминантном состоянии.

На протяжении многолетнего исследования весь семенной материал видов пшеницы, коленицы и дазипирума мы запрашивали и получали из

ВИРа имени Н.И. Вавилова, в связи с чем приносим сотрудникам соответствующих отделов института глубочайшую благодарность за бесценную помощь в работе.

Работа выполнена в лаборатории биологии развития растений кафедры Высших растений биологического факультета МГУ. Полевые опыты в 50-90-е годы прошлого столетия проводились на Звенигородской биостанции МГУ, а вплоть до 2010 года на опытных участках Ботанического сада МГУ на Ленинских горах.

В восьми разделах монографии описывается морфогенез потомков участников каждого из этапов эволюционных преобразований в роде *Triticum*:

В разделе 1 анализируются закономерности морфогенеза (формирование структурной организации и габитуса растений) у пшеницы, эгилопса и дазипирума.

В разделе 2 представлен морфогенез потомков прототритикума с геномом A^u , протоэгилопса с геномом В и первичного тетраплоида с геномом $A^u В$.

В разделе 3 излагаются, на примере тетраплоидных пшениц подрода *Triticum*, параметры, определяющие видовые особенности их морфогенеза.

В разделе 4 сопоставляются особенности морфогенеза растений тетраплоидного вида *T. persicum* – носителя генома $A^u В$, диплоидного вида *Ae. tauschii* – носителя генома D и гексаплоидных видов – носителей генома $A^u В D$.

В разделе 5 сопоставляется морфогенез растений видов *D. villosum*, *T. boeoticum* и *T. monosocum* – носителей генома A^b .

В разделе 6 представлен морфогенез *T. boeoticum* и *Ae. speltoides* – потомков видов носителей генома A^b и генома G – участников гибридизации.

В разделе 7 обсуждается степень влияния геномов A^b и G и особенно плазмона *Ae. speltoides* на морфогенез и структуру созревших растений подрода *Boeoticum*.

В разделе 8 анализируются черты специализации морфогенеза пшеницы и ее диких сородичей, основных участников эволюционных преобразований в роде *Triticum*.

1. Основные структурные закономерности морфогенеза пшеницы, коленницы и дазипирума

Многолетние исследования и наблюдения вегетирующих растений всех видов и более 100 сортов пшеницы, шести видов эгилопса и дазипирума мохнатого позволили выявить у всех видов однотипность «архитектурной модели». В результате функционирования апикальных меристем зародышевых почечек у всех исследованных видов создается основа всей структурной организации растений – зачаточный главный побег, метамерная матрица растения. Жизненная форма или габитус растений исследованных злаков на каждом из этапов онтогенеза есть результирующая генетических особенностей вида и процесса развертывания элементов метамеров зачаточного главного побега в функционирующие органы.

Под морфогенезом понимается (Мейер, 1958; Синнот, 1963; Эсау, 1969 и др.) процесс становления формы растения на протяжении жизненного цикла, а под структурой растения не общая морфология органов развивающегося растения, а его организационная основа – метамерное строение (Шафранова, 1980).

Исследование морфогенеза пшеницы и ее диких сородичей очень важно для понимания пути становления полиплоидных пшениц и роли геномов пшеницы и диких ее сородичей в формировании хозяйственно-ценных признаков у культурных пшениц.

Методология исследования морфогенеза пшеницы и ее сородичей

При изучении морфогенеза пшеницы, коленницы, дазипирума и особенно при анализе полученного материала мы исходили из представлений о фитомере как основном структурном элементе, слагающим побеги высших растений (Серебрякова, 1971; Цвелев, 2005: 155-173), и о взаимозависимостях формообразовательных процессов в индивидуальном развитии, то есть о роли роста и корреляций в формообразовании (Синнот, 1963; Шмальгаузен, 1982).

Фитонная модель побега или концепция фитонизма

Метамеры (фитомеры) – это основные структурные элементы слагающие побеги высших растений. Приводим оценку Н.Н. Цвелева теории фитонизма из его работы “О концепции фитонизма и ее значении для морфоло-

гии растений”(2005:186-196): “Концепция фитонизма (фитона или фитомера, как основной структурной единицы побегов высших растений) имеет большое значение для решения многих сложных вопросов морфологии высших растений»...Уже автор термина «фитон» (Caudichaud, 1841) видел основную идею фитонизма именно в том, что побег высших растений представляет по происхождению колонию или совокупность первичных единиц низшего порядка – фитонов...».

*Зачаточный главный побег – структурная
(метамерная) основа растения пшеницы*

Формирование фитомеров апикальными меристемами у злаков довольно полно изложено в монографии Т.И. Серебряковой (1971). В работе приведен хороший литературный обзор по вопросу строения верхушки побега и ее деятельности в одном морфогенетическом цикле – формировании листовых примордиев, «инсерционных» дисков и гистологических центров пазушных почек. Сформированный фитомер состоит из трех взаимосвязанных меристематических элементов: листового примордия, «инсерционного» диска (расширенное основание листового примордия) и гистологического центра пазушной почки. В зависимости от местоположения метамера на побеге дальнейшая судьба элементов метамера различается. На вегетативной фазе развития растения листовые примордии вегетативных фитомеров побега разворачиваются в листья, из инсерционных дисков формируются узлы и междоузлия побегов, гистологические центры пазушных почек у части метамеров побега формируются в вегетативные пазушные почки.

В работе Т.И. Серебряковой подробно описан также и процесс формирования вегетативной пазушной почки. Первый этап – это обособление из гистологического центра фитомера недифференцированного меристематического бугорка не имеющего зачатков листьев. На появившемся боковом конусе нарастания начинают формироваться зачатки предлиста и валиков листовых примордиев фитомеров почки. Это второй этап формирования почки, этап открытой почки, не имеющей еще защитного колпачка. Третий этап – зрелая почка – превращение ранее заложенных валиков листовых примордиев в замкнутые колпачки.

На репродуктивной фазе развития растения генезис элементов сформированных генеративных фитомеров (зачаточного соцветия) побега иной: листовые примордии прекращают дифференцироваться в листья и остаются в виде валиков (брактеей) у основания формирующихся в их пазухах осей второго порядка. Инсерционные диски преобразуются в членики колосового стержня (оси соцветия), а на них гистологические центры почек становятся ареной основных морфогенетических преобразований на этой фазе развития растения. Генеративные почки дифференцируются в колосковые бугорки соцветия – сложного колоса. Осевой морфогенез побега прекращается с дифференциацией верхушечного колоска, апекс которого лизируется (Ипполитова, 1944). У пшеницы накопление метамеров на побеге опережает их разворачивание в функционирующие органы, в результате формируется

зачаточный побег. Таким образом, вегетативный органогенез сменяется префлоральным, а затем флоральным. Развёртывание элементов фитомеров побегов в функционирующие органы определяет габитус растения.

Методические приемы исследования морфогенеза растений

Общий методический прием многолетнего исследования видов пшеницы и ее диких сородичей заключался в том, что, начиная с первых суток посева, темпорально брались пробы сначала по 20-25 набухших зерновок, затем проростков и растений на разных этапах органогенеза. Таким образом, проводились как эпиморфологические наблюдения за растениями, так и наблюдения за состоянием верхушечных и пазушных меристем с помощью бинокулярной лупы. Во всех пробах и у каждого из побегов растения учитывалось число развернувшихся листьев, а в открытых почках как главного, так и побегов кущения – состояние апикальных меристем (этап органогенеза), подсчитывалось число колпачковых и воротничковых примордиев. Конусы нарастания (апексы + субапикальная зона) зарисовывались на бумаге, имеющей масштабную сетку, аналогичную миллиметровой сетке на предметном столике бинокля. Таким образом, фиксировалось увеличение размеров и изменение формы конусов нарастания побегов в процессе индивидуального развития, определялся этап органогенеза. Под биноклем просматривали, имеются ли в пазухах листьев побегов (развернутых и зачаточных) пазушные почки, учитывали их структуру.

Формирование метамерной структуры растения пшеницы

И.Г. Серебряков (1952) указывал, что в онтогенезе любого побега высшего растения выделяют две фазы: эмбриональную (внутрипочечную), и фазу вегетирующего побега (внепочечную). Растение пшеницы существует в двух фазовых состояниях, или в фазе зерновки или вегетирующего растения. Таким образом, эмбриональная фаза главного побега будущего растения пшеницы начинается на материнском растении еще в период формирования зародыша зерновки. По данным Р. Rosler (1928), М.С.Яковлева (1950) и других исследователей на определенном этапе развития зародыша происходит его поляризация и возникают конуса нарастания корня и побега. Апикальная меристема побега отличается органогенной активностью и еще до отделения от материнского организма к концу I этапа на зародыше формируется плюмула емкостью три фитомера.

Так зародышевая почечка злаков становится исходной структурной основой, которая определяет развитие всей побеговой системы вегетирующего растения. А с момента прорастания зерновки начинается процесс усложнения структурной организации вегетирующего растения – II этап органогенеза.

Процесс становления метамерной структуры растений яровых и озимых форм пшеницы, начиная с момента прорастания, был прослежен нами неоднократно. На рисунках 1.1 и 1.2 приведены данные наблюдений за становлением метамерной структуры растений у ярового сорта Родина (*T. aestivum*).

Рис. 1.1. Состояние проростка яровой пшеницы (*T. aestivum* сорт Родина) на первые (I) и вторые (II) сутки прорастания зерновок

А – зарисовка зерновки и зародыша. Клетка – 1мм²;

Б – структура и размеры coleoptilia и листовых примордиев зародышевой почки. К – coleoptиль; ЗК – зародышевые корни;

По – зачаток почки. Цифры – номера фитомеров

С момента набухания зерновки начинаются два процесса: разворачивание элементов метамеров зародышевой почки в органы проростка и образование новых метамеров. Митотическая активность меристемы в апексе зародышевой почки возобновляется очень быстро (рис. 1.1). Уже через сутки в зародышевой почке отмечалось отчленение четвертого метамера.

Рис. 1.2. Структура растений яровой пшеницы (сорт Родина, *T. aestivum*) в фазах двух, трех и пяти листьев главного побега:

А – внешний вид; Б – метамерная структура растения; фм – вегетативные фитомеры главного побега; В – 1 – узлы и междоузлия; 2 – coleoptиль; 3 – зеленый развернутый лист; 4 – колпачковый примордий; 5 – воротничковый примордий; 6 – недифференцированный бугорок почки; 7 – незакрытая почка; 8 – закрытая почка; 9 – растущая почка; 10 – побег кущения; 11 – этапы органоогенеза

На вторые сутки проращивания coleoptиль и примордии первого, второго и третьего фитомеров заметно увеличивались в размерах, изменялись их размер и форма конуса нарастания проростка, намечалось отчленение пятого фитомера. Формирование 6 фитомера отмечено в пробе на 10 день

вегетации (рис. 1.2). Растения к этому времени достигли фазы двух развернутых листьев. Интенсивно растут и усложняются пазушные почки нижних метамеров. В последующие дни вегетации вплоть до фенофазы 3 листьев и перехода растений к префлоральному органогенезу – на конусе нарастания главного побега отчленилось еще два вегетативных фитомера. Конус нарастания вытягивается и дифференцируется в зачаточную ось соцветия (III этап органогенеза), на которой вскоре возникают оси второго порядка – колосковые бугорки (IV этап). Переход растений в генеративную фазу происходил на 16-й день от посева. Процесс формирования зачаточных колосков колоса – продолжался до фенофазы пяти листьев, а флоральный органогенез – формирование цветковых бугорков на зачаточном колосе (V и VI этапы органогенеза) завершилось к фенофазе шести листьев. Вегетативная сфера растения продолжала усложняться до начала процесса кущения. К этому времени три пазушные почки главного побега разворачивались в побеги. Метамерная структура этих побегов была сходна: число фитомеров равно семи, все зачаточные колосья приступили к дифференциации колосковых бугорков.

Таким образом, у растений яровой пшеницы к фенофазе пяти листьев формировалось в среднем по шестьдесят вегетативных фитомеров и по шестнадцать зачаточных колосьев, т.е. структура растения оказывалась довольно сложной. По-видимому, фаза пяти листьев у яровых форм – период максимального развития метамерной структуры растения. В период от фенофазы пятого до фенофазы шестого листа центр морфогенетической активности растения перемещается на зачаточные колосья. В колосках в это время интенсивно дифференцируются цветки, формируется и верхушечный колосок колоса.

Озимые пшеницы отличаются от яровых тем, что в соответствии с их биологией у растений более длительный вегетационный период, они гораздо дольше находятся на вегетативной фазе развития и формируют более развитые и вегетативную и генеративную сферы. И, тем не менее, процесс становления метамерной структуры растения озимой пшеницы имеет много общего с формированием метамерной структуры яровых форм (рис. 1.3, 1.4).

Также как и у яровых форм, у озимой пшеницы, отчленение новых фитомеров на апексе почки зародыша начинается с момента набухания зерновки. Так, в 1975 г. у сорта Мироновская 808 на 13-й день от посева зачаточный побег растений состоял из семи фитомеров, а за 30 дней – к 44 дню вегетации на главном побеге заложилось еще пять фитомеров.

У озимой пшеницы при нормальных сроках посева и в типичных условиях выращивания к концу осенней вегетации формируется довольно сложная метамерная структура. При задержке развития на вегетативной фазе развития к концу осенней вегетации у пшеницы на главном побеге может сформироваться от двенадцати до пятнадцати вегетативных фитомеров, в листья на главном побеге может развернуться до десяти листовых примордиев, а в побеги – до десяти и более пазушных почек (рис. 1.4).

Рис. 1.3. Структура растений озимой пшеницы (сорт Мироновская 808, *T. aestivum*) до перехода в генеративную фазу развития

А – внешний вид; Б – метамерная структура растений.
Обозначения элементов фитомеров на рис. 2

При возобновлении весенней вегетации генеративная фаза развития у озимых пшениц наступает довольно быстро. Центр морфогенетической активности перемещается на генеративные зоны зачаточных побегов. Конусы нарастания побегов вытягиваются, начинается формирование генеративных фитомеров (зачаточных колосков). Наблюдения показали: у пшеницы (и у яровых, и у озимых форм) общее число зачаточных колосков в колосьях видоспецифично. Полнота разворачивания элементов метамеров в функционирующие органы растения определяет конкретный габитус или жизненную форму каждого растения. Образ жизни растений вида, темпы развития особей в очень большой степени определяются экологическими условиями ареала обитания вида. Полнота реализации процессов морфогенеза у растений вида находится в прямой зависимости от ростовых функций формы. Рост является как бы введением к морфогенезу, обеспечивая формообразовательные процессы пластическими веществами (Синнот, 1963).

62-й день вегетации
(озимая форма) *T. aestivum*
(сорт Заря), 1975 г.

60-й день вегетации
(озимая форма) *T. boeoticum*,
1994 г.

Рис. 1.4. Структура растений пшеницы озимых форм вследствие задержки развития при весеннем посеве в середине мая.

Опыты на Звенигородской биостанции МГУ. Цифры – число заложённых на побегах вегетативных фитомеров. Цифры в почках – число заложённых в почке фитомеров. Точки в почках – число зачатков почек следующего порядка

Основа ростовой функции растений вида, на наш взгляд, имеет генетическую природу, основа биоритмики индивидуального развития и морфогенетических процессов – эпигенетическую природу. На фоне общего, присущего виду, уровня ростовых процессов механизмом, определяющим или открывающим схему морфогенеза у конкретного индивида, является общий, налаженный у этого индивида, уровень ростовых процессов, особенно на ранних этапах развития. Наблюдения и опыты показали, что у растений мощных, интенсивно растущих, ускоряется процесс развития, сокращается пластохрон, закладывается большее число метамеров как вегетативной, так в генеративной зоны побегов. Процесс разворачивания элементов метамеров в органы растения также более интенсивен.

На рис. 1.5 показано усложнение структуры и формирование продуктивности побегов у двух растений сорта Лютесценс 62, различающихся по интенсивности роста в опыте 1975 г., в котором проводились наблюдения за растениями из зерновок одинаковых по массе. У растений с невыраженной ростовой функцией, резко замедляется формообразовательная деятельность апикальных меристем. Разворачивание листьев на главном побеге протекало у сравниваемых растений достаточно синхронно, в пробе 7.VI у того

и другого растения на главном побеге развернулось по 6 листьев. Но у растения 2 в побеги развернулось 4 пазушных почки, а у растения 1 лишь 2.

Рис. 1.5. А. Усложнение структуры у двух растений сорта Лютесценс 62, полученных из зерновок равных по массе. Б. Полигональные графики структуры созревших побегов у тех же растений

Оси графиков: 1 – длина побега (одно деление оси – 10 см); 2 – длина колоса (деление оси = 1 см); 3 – число колосков в колосе (деление – 2 колоска); 4 – число зерновок в колосе (деление = 5 зерновкам); 5 – масса одной зерновки колоса (деление = 5 мг); 6 – масса зерна с колоса (деление = 0,2 г). У каждого из побегов проставлена дата колошения. Точки на осях графиков – среднеарифметические величины для 100 растений. У побега указано время выколашивания. Звенигородская биостанция МГУ, 1975 г.

Резко различались растения и по темпам колошения побегов и по структуре созревших растений.

Многолетние наблюдения и анализ вегетирующих растений большого набора видов и сортов пшеницы показали, что структурная организация растения пшеницы однотипна. Функционирование апикальной меристемы почечки зародыша а затем главного побега приводит к формированию зачаточного главного побега – метамерной матрицы растения. Развертывание элементов метамеров зачаточного главного побега в функционирующие органы вегетирующего растения определяет конкретный габитус растений в посеве.

Формирование метамерной структуры растения коленницы

Род *Triticum* и род *Aegilops* имеют общую эволюционную судьбу: оба принадлежат к одной из наиболее примитивных триб семейства злаков – трибе пшеницевых (*Triticeae*). Н.Н. Цвелев утверждал, что в основе этой трибы находится небольшое число «первичных» диплоидных видов или первичных филлумов, в результате гибридизации которых возникли не только полиплоидные виды исходных родов (в частности пшеницы), но и целые процветающие в настоящее время новые роды (Цвелев, 2005: 118-130).

Растения родов *Aegilops* и *Triticum* имеют не только общую эволюционную судьбу, но и однотипную структурную организацию.

**Рис. 1.6. Состояние проростка *Ae. ovata* (озимая форма)
на вторые и четвертые сутки проращивания зерновок**

А – зарисовка зерновки и зародыша. Клетка – 1мм²; Б – структура и размеры coleoptиля и листовых примордиев зародышевой почечки.

Клетка 1 мм². К – coleoptилю; По – зачаток почки

Как и у пшеницы, у видов коленницы с первого дня прорастания начинается отчленение новых вегетативных фитомеров. По нашим наблюдениям, отчленение следующего вегетативного фитомера у *Ae. ovata* наступает несколько медленнее, чем у пшеницы. На 80-й день вегетации у всех растений посева сформировалось по 11 вегетативных фитомеров. Развертывание элементов фитомеров в функционирующие органы у отдельных растений, при общем типе реализации морфогенеза, различается. Различия растений в посевах по общей мощности и габитусу определяются, на наш взгляд, не родовыми и не видовыми, а индивидуальными регуляторными процессами. Системные наблюдения за вегетирующими растениями видов эгилопса были начаты с девяностых годов прошлого столетия. В 1992 г. из ВИРа был получен вместе с семенным материалом по видам пшеницы только один образец *Ae. speltoides* (К – 2274 из Турции, форма яровая).

Рис. 1.7. Внешний вид и структура растений *Ae. ovata* (озимая форма) на 80-й день вегетации (весенний посев)

Посеяли его на Звенигородской биостанции 29 апреля. Пробы взяты 14 и 18 июня на 46-й и 50-й дни вегетации, растения находились на генеративной фазе развития (рис. 1.8).

Посев был представлен в основном однопобеговыми растениями, практически только главными побегами. На 46 день вегетации у основной массы растений развернулось по три листа, а на 50 день – по пять листьев, размеры колосьев колебались в пределах 40 мм, заложилось в зачаточном колосе до 12 колосков. Просмотр почек в пазухах нижних листьев показал: все почки нижних фитомеров главных побегов к генеративной фазе онтогенеза увеличились до 2 мм, число вегетативных фитомеров в почках равнялось 5; конусы нарастания почек 2, 3 и 4 фитомеров главного побега удлинились, в них началось формирование генеративных фитомеров. Переход апикальной меристемы главного побега в генеративную фазу стимулирует переход в генеративную фазу практически всех апикальных меристем растения. Процесс выражен у отдельных растений в разной степени в зависимости от топографии почки и ее внутрипочечного развития.

В конце мая месяца 1994 г. из ВИРа были получены образцы колосков шести видов коленницы и сразу же были посеяны на Звенигородской биостанции МГУ. Параллельно были высеяны озимые формы видов пшеницы *T. urartu* и *T. boeoticum*.

Состояние конуса нарастания Состояние почек на узлах гл. побега
на генеративной фазе

за колеоп- 1 фитомер	за 1 листом 2 фитомер	за 2 листом 3 фитомер	за 3 листом 4 фитомер
-------------------------	--------------------------	--------------------------	--------------------------

Проба 14.VI - 46 день

КОЛОС КОЛОСКИ
0,12 см 12
0,10 см 11
0,11 см 12
зачаточный колос
Vн - VI этапы органо-
генеза

Проба 18.VI - 50 день

КОЛОС КОЛОСКИ
0,4 см 12
0,3 см 10
зачаточный колос
п. VII этап органогенеза

Рис. 1.8. *Ae. speltoides* яровая форма. Состояние апикальных меристем пазушных почек на генеративной фазе развития растения. Опыт 1992 г. Посев 29.IV. Цифры в почке – число вегетативных фитомеров вегетативной зоны почки

Четыре вида рода *Aegilops* – виды потенциально потомки участников эволюционных преобразований в роде *Triticum*. По образу жизни виды различались: образец *Ae. bicornis* – форма полуозимая или яровая с медленным типом развития, образец *Ae. longissima* – форма полуозимая, образец *Ae. tauschii* – форма озимая, а образец *Ae. speltoides* – форма яровая.

Пробы вегетирующих растений были взяты на 30-й и 60-й день вегетации. В пробу отбирались наиболее развитые растения посева. На рис. 1.9 и 1.10 представлены в виде схем данные структурного анализа растений пшеницы и коленницы. На 30-й день у всех видов наиболее развитые растения развернули по 4 листа. У видов пшеницы (озимых) на главных побегах заложилось по 11 – 12 фитомеров, а у коленницы по 9 фитомеров, на нижних фитомерах главных побегов у всех видов сформировалось от 6 до 4 зрелых почек, три или две из них у каждого из растений всех сравниваемых видов развернулись в побеги II порядка. Метамерная структура побегов II порядка из почек 2 и 3 фитомеров главных побегов также представлена на рис. 1.9. Вегетативная зона зачаточных побегов II порядка у большинства видов равнялась 7 – 6 фитомерам, у *Ae. tauschii* – 8 фитомерам, а у *T. urartu* – 9-ти, в листья развернулись 1 или 2 листовых примордия. На побегах II порядка к 30 дню

сформировалось от 1 до 3 пазушных почек. У трех видов в побеги III порядка развернулись по 1 почке.

Рис. 1.9. Схемы метамерной структуры растений сравниваемых видов пшеницы и колбасницы на 30-й день вегетации

Цифра в квадрате – вегетативные фитомеры побегов. Обозначения элементов фитомеров: 1 – узлы и междоузлия; 2 – coleoptile; 3 – зеленый развернутый лист; 4 – колпачковый примордий; 5 – воротничковый примордий; 6 – недифференцированный бугорок почки; 7 – незрелая почка; 8 – зрелая почка; 9 – растущая почка; 10 – побег кушения

Анализ растений в пробе на 30-й день вегетации показал: на начальных этапах вегетации у сравниваемых диплоидных видов и пшеницы, и эгилопса сформировалась однопорядковая структурная организация растений.

Схемы метамерных структур главных побегов и побегов II порядка (из почек 2, 3 и 4 фитомеров главных побегов) всех шести исследуемых видов в пробе на 60-й день вегетации приведены на рис. 1.10.

Рис. 1.10. Схемы метамерной структуры растений сравниваемых видов пшеницы и коленницы на 60-й день вегетации
(обозначения элементов фитомеров см. на рис. 1.7)

К этому периоду виды *T. urartu*, *T. boeoticum*, *Ae. tauschii* остались на вегетативной фазе развития, а виды *Ae. speltoides*, *Ae. longissima*, *Ae. bicornis* перешли на генеративную фазу развития. У всех видов и пшеницы и эгилопса

за 30 дней вегетации от первой ко второй пробе вегетативная сфера растений заметно усложнилась. У четко озимых форм на главных побегах в условиях весеннего посева заложилось от 12 до 15 вегетативных фитомеров, на побегах кущения (в основном II порядка) – по 10 фитомеров. У четко яровой формы – *Ae. speltoides* – заложилось такое же, как и у яровых пшениц число метамеров – 7-9. Виды *Ae. longissima*, *Ae. bicornis* скорее полуозимые, чем яровые, у них заложилось по 10-11 фитомеров. Различались виды и по числу листовых примордиев развернувшихся в листья: у *T. boeoticum* на главном побеге отмечено 10 листьев, у *Ae. tauschii* – 9, а у *T. urartu*, *Ae. bicornis*, *Ae. longissima*, *Ae. speltoides* – по 8 листьев. К 60 дню вегетации практически у всех 6 видов в пазухах всех листьев главных побегов растений сформировались и развернулись в системы побегов вегетативные почки. Структурная сложность побегов кущения растений зависит от темпов развития образца и от топографии почки на главном побеге. Схемы метамерной структуры побегов кущения также представлены на рис. 1.10.

Многолетний морфогенетический анализ видов показал: коленница, как и пшеница, однолетняя трава и обладают, сходной «архитектурной моделью» структуры растения, но, при этом видовые и индивидуальные регуляторные процессы морфогенеза у них отличаются.

Формирование метамерной структуры растения дазипирума мохнатого

Род *Dasypyrum* (Coss. et Dur.) Maire. как и роды *Triticum*, *Secale*, *Aegilops*, относится к подтрибе *Triticinae* трибы *Triticeae*. Род *Dasypyrum* филогенетически очевидно более древний в сравнении с родом *Triticum*, так как представлен монотипными сериями и не получил дальнейшего эволюционного развития на полиплоидном уровне. Род *Dasypyrum* представлен двумя близко родственными видами: *D. hordeaceum* (Goss. et Dur.) Maire (дазипирум ячменевидный), произрастающим только в Северной Африке (Алжир), и *D. villosum* (L.) P. Candargy (дазипирум мохнатый) широко распространенный на юге Европы и России. Вид представлен озимыми формами. Род дикорастущих растений *Dasypyrum* (Goss. et Dur.) Maire изучен недостаточно полно.

Цитогенетические исследования последних лет рода *Triticum* и его сородичей вызвали значительный интерес к виду *Dasypyrum villosum*. Высказывалось даже предположение (Семенова, 1987, 1996), что этот вид является донором генома A^b пшениц подрода *Boeoticum*.

Исследования авторов показали, растения *Dasypyrum* имеют однотипную с растениями родов *Triticum* и *Aegilops* структурную двухуровневую организацию: метамерную и побеговую систему главного побега (Гатцук, 1974). Метамерная организация растений *D. villosum* такая же, как и у пшеницы: на первой фазе развития растений формируются фитомеры вегетативной зоны зачаточного главного побега и происходит развертывание элементов фитомеров в органы растений, а на репродуктивной фазе развития формируются генеративные фитомеры, развивающиеся в колоски сложного колоса.

было по 4 фитомера. К 3-м фитомерам зародышевой почки добавился еще 1 фитомер. Данные рис. 1.11 свидетельствуют, что интенсивность роста листовых примордиев в зародышевой почке напрямую зависит от интенсивности ростовых процессов зерновок. А на 12 день вегетации (рис. 1.12) у интенсивно растущих растений накопление вегетативных фитомеров идет быстрее, чем у медленно растущих.

Таблица 1.1. Состав растений полевой популяции *D. villosum* на 117-й день вегетации. Посев 17.V. Проба 8.1X. Объем пробы 415 растений

Показатели	Число побегов в кусте							
	1	2	3	4	5	6	7	8-12
Число растений	217	46	61	37	12	16	7	19
% в пробе	52,3	11,1	14,7	8,9	2,8	3,9	1,7	4,6

Рис. 1.13. Структура растений *D. villosum* (озимая форма) на 117 день вегетации

О том же свидетельствуют и данные пробы 4.VI. К 25 дню вегетации у растений с 5 развернутыми листьями на зачаточном главном побеге сформировалось еще по 2 или по 3 вегетативных фитомера.

По многолетним наблюдениям у отдельных растений *D. villosum* к концу осенней вегетации может заложиться от 7 до 12 вегетативных фитомеров. Развертывание элементов фитомеров в вегетирующие органы растения у дазипирума мохнатого также очень многообразно (табл. 1.1; рис. 1.13).

Полевая популяция *D. villosum* к концу осенней вегетации 2005 года была представлена, как и в другие годы, большим числом значительно различающихся по структурному составу морфогрупп. Это и довольно большая морфогруппа растений (50 %), представленная только вегетирующими главными побегами различающихся размерами конусов нарастания, числом заложенных вегетативных фитомеров и развернувшихся в листья листовых примордиев. Это и довольно большое число многопобеговых морфогрупп, также различающихся по размерам конусов нарастания, числом сформированных вегетативных фитомеров, числом развернувшихся листьев и побегов. У однопобеговых растений (озимых) к концу осенней вегетации заложилось от 9 до 11 вегетативных фитомеров, развернулось на главных побегах от 7 до 9 листьев. Отмечена группа растений с полегшими и укоренившимися побегами.

Многообразие морфотипов в посевах *D. villosum* показывает, что регуляторные механизмы, определяющие структуру растений этого вида более сложные, чем у пшеницы, и это, по-видимому, также свидетельствует о большей древности этого вида, чем видов рода *Triticum*.

Многолетний морфогенетический анализ вегетирующих и созревших растений видов пшеницы, коленицы и дазипирума (одновременный посев) позволил выявить общие закономерности формирования структурной организации растений, наличие общих для всех видов регуляторных механизмов на ранних этапах развития растений и их специфику, определяющую видо-вые и индивидуальные особенности особей.

Основные закономерности морфогенеза пшеницы, коленицы и дазипирума

Зародышевая почечка является исходной структурной основой, с которой начинается развитие побеговой системы вегетирующего растения всех исследуемых видов. Апикальная меристема почечки, а затем главного побега, кроме функции отчленения фитомеров, выполняет еще и регуляторную роль, определяя длительность вегетативной и генеративной фаз развития растений. Формирование новых метамеров апикальными меристемами опережает процесс развертывания элементов метамеров в функционирующие структуры растения. В результате деятельности апикальной меристемы почечки зародыша, а затем главного побега, в процессе вегетации растения формируется *зачаточный главный побег*, имеющий вегетативную, генеративную зоны и зону верхушечного колоска. Зачаточный главный по-

бег – это метамерная матрица – структурной организации каждой особи однолетнего травянистого злака. Развертывание элементов метамеров зачаточного главного побега в процессе вегетации в органы растения создает на каждом из этапов онтогенеза конкретную структуру растения.

Длительность периода формирования вегетативных фитомеров главного побега колеблется у яровых форм всех сравниваемых видов от тринадцати до двадцати дней с момента посева, у озимых форм несколько больше. У яровых форм общее число вегетативных фитомеров главного побега колеблется от 7 до 10, а у озимых – от 10 до 15.

Исследования показали – при одновременном посеве и при одном типе развития (яровые, озимые) число фитомеров вегетативной зоны зачаточного главного побега *одинаково* для всех испытанных видов (пшеницы, эгилопса, дазипирума).

Эти факты позволяют предположить, что на начальных этапах онтогенеза у всех испытанных видов подтрибы *Triticinae* действуют очень древние однопорядковые регуляторные процессы морфогенеза.

Степень усложнения побеговой структуры каждого растения в посевах сравниваемых видов находится в прямой зависимости от интенсивности роста и процессов разворачивания элементов вегетативных фитомеров в функционирующие органы растения.

При переходе растений в репродуктивную фазу развития начинается активный процесс формирования, прежде всего на главных побегах, генеративных фитомеров. Процесс формирования генеративных фитомеров отличается от процесса формирования вегетативных фитомеров иной зависимостью от регуляторных процессов морфогенеза. Многолетние исследования позволяют предположить, что на этом этапе онтогенеза начинают действовать родовые и видовые регуляторные процессы.

Различия, отмечены: и по длительности периода формирования генеративных зон побегов, и по интенсивности формирования генеративных фитомеров, и по числу заложённых генеративных фитомеров. Различается у сравниваемых видов и последний этап функционирования апикальной меристемы главного побега – этап формирования верхушечного колоска. Первый раздел

Морфогенез однолетних травянистых злаков включает в себя три, хотя и взаимосвязанных, но достаточно обособленных процесса.

Первый процесс – отчленение метамеров апикальными меристемами побегов. Это основная функция всех апикальных побеговых меристем растения. Наши многолетние исследования морфогенеза видов пшеницы, коленицы и дазипирума показали: вычленение метамеров конусами нарастания – процесс автономный и ритмичный. Регулирующие факторы этого процесса в основном внутренние, эндогенные – наличие пластических веществ и возрастно-физиологическое состояние апикальных меристем и прежде всего меристемы главного побега.

Формирование метамерной структуры зачаточного главного побега – это наиболее значимый морфогенетический процесс. В результате функционирования апикальной меристемы зародышевой почки главного побега

создается как бы метамерная матрица каждого растения. Наблюдения и эксперименты показали – формирование зачаточного главного побега процесс автономный. Автономизацию процесса обеспечивают: формирование сложного зародыша с хорошо развитой зародышевой почечкой и наличие эндосперма. В регуляции морфогенетического цикла апикальной меристемы главного побега преобладают эндогенные факторы. Внешние условия важны прежде всего для того, чтобы зерновка начала прорасти. А далее факторы среды влияют на формирование зачаточного главного побега опосредованно, через изменение скорости возрастно-физиологического процесса в апикальной меристеме и интенсивности роста растений.

Развертывание элементов метамеров зачаточного главного побега в функционирующие органы растения определяет конкретную жизненную форму (габитус) растения. Это третий, наиболее переменный, процесс морфогенеза. Он включает развертывание листовых примордиев вегетативных фитомеров в ассимилирующие листья, морфогенез пазушных почек и развертывание пазушных почек в побеги, морфогенез генеративных почек в колоски колоса. Как уже указывалось, два первых процесса достаточно автономны, в их регуляции преобладают эндогенные факторы, а третий процесс – наиболее зависим от экзогенных факторов.

Конкретный габитус каждого растения определяется: 1) морфогенетической деятельностью апикальной меристемы зародышевой почки; 2) – интенсивностью и ритмикой роста элементов метамеров зачаточного главного побега в функционирующие органы; 3 – типом и темпом развития формы (яровые, озимые, скороспелые-позднеспелые).

Морфогенез однолетних злаков – это целая система филетически отработанных коррелятивных зависимостей, как общего значения, очень стойких, так и более частных, более подвижных, соотношение которых в процессе индивидуального развития и приводит к формированию конкретной жизненной формы каждого растения.

Онтогенез индивида – это саморегулирующаяся структурно-функциональная система, где четко разграничены жестко генетически запрограммированные явления и возможности варьирования на базе исходной модели. Эколого-морфологический механизм реализации морфогенеза состоит в изменении в пределах видовой нормы числа метамеров вегетативной и генеративной зон зачаточного главного побега и в изменении полноты развертывания элементов метамеров главного побега в функционирующие органы.

2. Сопоставление структурной организации растений видов *T. urartu* Thum. ex Gandil. (геном A^u), *Ae. longissima* Schw. et Muschl. (геном B), *T. dicoccoides* Schweinf. (геном A^uB)

В результате проводившихся в течение последних 30 лет морфолого-ботанических, географических, цитологических, биохимических, иммунологических и др. исследований видов пшеницы и колбасницы был выяснен ход эволюции в роде *Triticum*.

Первичная тетраплоидная форма с геномом A^uB возникла в результате гибридизации, по-видимому, где-то в неогене (Цвелев, 2005; 119) от прототритикума (геном A^u) и протоэгилопса (геном B). Очаг возникновения – Юго-Западная Сирия и прилегающие к ней районы Израиля и Иордании.

Целью данного сообщения является сопоставление морфогенеза, диплоидных видов: потомка прототритикума с геномом A^u – вида *T. urartu*, потомка протоэгилопса с геномом B – вида *Ae. longissima* и – потомка первичного тетраплоида с геномом A^uB – дикой полбы *T. dicoccoides*.

Посевы видов пшеницы и эгилопса в восьмидесятых – девяностых годах прошлого столетия производили на Звенигородской биостанции МГУ, а с 2004 по 2010 гг. – в ботаническом саду МГУ. Морфогенетические наблюдения за вегетирующими растениями стандартные.

Виду *T. urartu* придается чрезвычайно большое значение в филогении рода *Triticum*. Поэтому, в данном разделе по виду *T. urartu* представлен достаточно подробный анализ особенностей формирования структуры растений.

Морфогенез T. urartu Thum. ex Gandil. Пшеница УРАТУ

Пшеница Урарту открыта М. Г. Туманяном в 1934 г. в Армении, а первое описание вида на русском языке было опубликовано в 1938 г. Подробное описание и диагноз даны П. А. Гандилян (1972), который собрал ее большое ботаническое разнообразие. В. Яска (1974) определил этот вид в оригинальном образце из Ирана. Затем вид был найден в Турции, Ливане и Ираке. Произрастает на сухих склонах предгорий. Образ жизни озимый, но встречаются и яровые формы. (К. Ф. 1979; 35-39).

Подробный анализ особенностей морфогенеза пшеницы Урарту представлен в нашей работе (Морозова, Мурашев, 2009: 90-105). В данном разделе приведены структурные схемы растений яровых форм (рис. 2.1, 2.2), полвозимых (рис. 2.3) и озимых форм (рис. 2.4).

Рис. 2.1. Метамерная структура растений *T. urartu* в посевах 1981 и 1982 гг. Образец К - 58502

А. - обозначения элементов фитомеров: 1 - воротничковый примордий; 2 - колпачковый примордий; 3 - развернутый лист; 4 - coleoptile, предлист; 5 - побег кушения; 6 - растущая почка; 7 - зрелая, закрытая почка; 8 - незкрытая почка; 9 - недифференцированный бугорок почки; 10 - инсерционные диски, узлы и междоузлия; 11 - открытая почка побега; 12 - конус нарастания

На рис. 2.1 представлена метамерная структура растений посевов 1981 и 1982 гг. Первая проба была взята в момент перехода растений в генеративную фазу развития. Конусы нарастания вытянулись, началось формирование генеративных фитомеров. На главных побегах растений к этому времени сформировалось по 7-ми вегетативных фитомеров. На 3-х нижних метамерах сформировались зрелые пазушные почки. В 1982 году растения развивались быстрее, чем в 1981 году и сформировали более мощную вегетативную сферу. Это четко видно на схемах. Более быстро проходит и морфогенез пазушных почек. Часть почек двух нижних метамеров развернулись в побеги. К 38 дню в 1981 году и 42-му в 1982-м в посевах *T. urartu* сформировались довольно мощные кустистые растения.

Зачаточные колосья находились на VII этапе органогенеза. Колошение в оба года отмечено 6-8 июля. Длина колосьев по побегам колебалась от 12,0 см до 9,0 см, а число колосков в колосьях от 13 до 10. К сожалению, в колосьях сформировалось немного зерновок.

На рис. 2.2 графически представлена метамерная структура растений *T. urartu* в посеве 1992 и 2004 года.

Рис. 2.2. Становление метамерной структуры растений *T. urartu* в посевах 1992 и 2004 гг.

В 1992 г. при посеве на Звенигородской биостанции МГУ пробы были взяты на 36-й день вегетации, в момент перехода растений в генеративную фазу, и на 51 день, когда полностью завершился цикл развития меристемы главного побега (VII этап органогенеза).

Растения в посеве не кустились, но пазушные почки двух нижних фитомеров тоже завершили свой цикл развития и сформировали зачаточные колосья. Еще одна особенность формирования зачаточных колосьев отмеченная в 1992 г.: в пробе на 36 день, при переходе на IV этап органогенеза – у конусов нарастания отмечена очень массивная верхушка.

В посеве 2004 года пробы были взяты на 20-й, 34-й и 40-й день вегетации. В пробе на 34 день вегетации зачаточный колос находился на VI этапе органогенеза. Обращаем внимание на массивный и хорошо сформированный верхушечный колосок.

T. urartu. Полуозимая форма. Подзимний посев. Проба 29.IV 1982 г.
Ереван

проба на 30 день
Проба на 186 день

T. urartu. Озимая форма. 1994 г. Посев 21 мая

**Рис. 2.3. Метамерная структура растений *T. urartu*
в посевах 1982 и 1994 гг.**

В пробе на 40-й день были просмотрены под биноклем пазушные почки главного побега. Апикальные меристемы почек сформировали зачаточные колосья. И, как и у главного побега, верхушечные колоски очень мощные и более развитые, чем колоски зачаточных колосьев.

На первых этапах работы нам хотелось более тщательно изучить морфогенез растений *T. urartu*. В Ереванском сельскохозяйственном институте высевалась большая коллекция видов. Мы обратились к кандидату биологических наук Ереванского университета Замирян С.С. с просьбой прислать нам образцы вегетирующих растений редких видов рода *Triticum* и рода *Aegilops*. С оказией, самолетом, нам прислали ранневесеннюю пробу растений некоторых видов, в том числе растений *T. urartu*. Структурный анализ

растений *T. urartu* из Еревана представлен на рис. 3. Посев подзимний. Проба апрельская. В присланной пробе растения перешли на генеративную фазу развития, апикальной меристемы главного побега были на IV этапе органо-генеза. Сразу отметим необыкновенно мощный конус нарастания, его размер 2 мм. И вторая особенность – очень мощный верхушечный массив. По типу формирования метамеров – на главном побеге заложилось по 7-ми вегетативных метамеров – присланный образец яровая форма. Форма, присланная из Еревана, очень своеобразная. Но, к сожалению, дальнейшую судьбу структурных элементов колосьев мы не могли проследить.

Весною 1994 г. мы получили из ВИРа еще одну форму *T. urartu*. При позднем посеве в 1994 г. (21 мая), присланный из ВИРа образец *T. urartu*, повел себя как озимая форма (рис. 2.3). В пробе на 29 день вегетации у растений на главном побеге заложилось по 11 вегетативных метамеров, а конусы нарастания были на III этапе органогенеза. Растения интенсивно кустились, но оставались на вегетативной фазе развития. Просмотр растений в конце ноября 1994 года, на 186 день вегетации, показал, что структура их значительно изменилась.

Большинство нижних листьев отмерло, но конусы нарастания всех побегов, и главных и побегов кущения, оставались на III этапе органогенеза, а все растения на вегетативной фазе развития. По-видимому, нам была прислана полуозимая форма (типа двуручки). При ранневесенних сроках посева эта форма успевала завершить весь цикл развития, а при поздневесенних нет.

В апреле 2007 года мы вновь получили из ВИРа колоски трех озимых образцов *T. urartu*. Образец К – 58502, Ливан; образец К – 62475, Сирия; образец К – 62 459, Сирия. Полученные зерновки по каждому из трех образцов мы разделили на две равные части. Одну сразу же поставили на проращивание (14.1У), и на следующий день наклюнувшиеся зерновки закатали в рулончики из фильтровальной бумаги, опустили в стаканчик с небольшим количеством воды и поставили в холодильник на яровизацию. Посев и не яровизированными и яровизированными зерновками произведен в ботаническом саду МГУ на Воробьевых Горах 11 мая 2007 года.

Наблюдения за вегетирующими растениями традиционные: периодически – на 18-й, 27-й, 39-й, 52-й и 91-й день. Отбирались пробы по 5 растений с каждой из делянок. Проводили полный эпиморфологический анализ растений. Конусы нарастания главных побегов просматривали под биноклем и зарисовывали в квадратах по разработанной нами методике. Фактический материал наблюдений с мая по август месяц представлен на рис. 2.4.

Растения всех трех образцов из не яровизированных зерновок ведут себя так, как и положено озимым формам при весеннем посеве – конусы нарастания остаются на II и III этапах органогенеза и продолжают отчленять вегетативные метамеры. На главных побегах растений развертывается до 11 листьев. Пазушные почки как главного побега, так и побегов II и III порядков развертываются в побеги кущения. Так, у растений образца – К 62459 к 10 августа сформировалась дернина, имеющая до 60 побегов. Поведение растений из яровизированных зерновок трех образцов различно. Растения из образца К – 62475 не прошли стадию яровизации и ведут себя как строго озимые при весеннем посеве.

зерновки яровизированы

Рис. 2.4. *T. urartu* - озимые формы. 2007 г. Посев 11.V не яровизированными и яровизированными зерновками. А - образец К-62475, Сирия; Б - образец К - 58502, Ливан; В - образец К - 62459, Сирия

Растения образца К- 62459 прошли яровизацию. К 27-30 дню вегетации они переходят в генеративную фазу, а к 39 дню вегетации на зачаточном колосе главного побега формируется верхушечный колосок. Растения кустятся,

но куст не очень сложный. В пробе 10 августа отмечено выколашивание. Яровизированные зерновки образца К – 58502 за месячный срок в холодильнике не прошли полностью яровизацию. Но к 52 дню вегетации конусы нарастания главных побегов переходят в генеративную фазу. Процессы дифференциации конусов нарастания идут очень медленно. В пробе 10 августа на 91 день вегетации конусы нарастания оставались на IV этапе органогенеза. Отмечается в этой деланке и редукция побегов. Кусты стали проще по сравнению с предшествующим анализом.

Наблюдения за весенне-летними посевами образцов *T. urartu* позволяют сделать заключение о том, что в пределах вида отмечается достаточно большое разнообразие форм по образу жизни. Имеются формы строго озимые, формы с более мягкими требованиями к пониженным температурам, а также формы с яровым образом жизни.

Представленный материал показывает, что закономерности структурной организации растений всех типов развития растений у вида одни и те же: функционирование апикальной меристемы зародышевой почечки а затем главного побега очень быстро формирует зачаточный главный побег – метамерную матрицу растения. Развертывание элементов метамеров зачаточного главного побега в функционирующие органы определяет конкретную жизненную форму каждого растения.

Морфогенез Aegilops longissima Schw.et Muhl.

Ареал. Палестина, Израиль, Турция, Закавказье. Сопровождает ареал культурных растений. Однолетнее растение, яровые, полуозимые, озимые. Высота 60 -120 см. Побеги коленчато приподнимающиеся. Листовые влагалища в нижней части растения опушены. Более густое опушение на местах перехода листовых влагалищ в листовые пластинки. Листовые пластинки в основании и ушки опушены густыми волосками. Длина листьев от 5 до 25 см. Колосья 6–25 см. длины, колосков 8–20. Колосья линейные или цилиндрические. Колосковый стержень ломкий, распадается на части с отдельными колосками. Колоски 2-5 цветковые. Верхний колосок плодovitый. Зерновка срастается с цветковыми чешуями. Описание взято из работ Жуковского (1928) и Гандиляна (1980). Для наблюдений за формировании структуры растений *Ae. longissima* мы получили из ВИРа и просмотрели три образца: К – 209, Израиль. Форма яровая или полуозимая; К – 202, Израиль. Форма озимая; К – 3297, Турция. Форма полуозимая.

Опыты по изучению морфогенеза *Ae. longissim*i были начаты на Звенигородской биостанции МГУ в 1994 г. Колоски эгилопса (образец ВИРа К- 209, Израиль) посеяли 21 мая. Всходы дружные. Растения интенсивно кустились. Первая проба растений была взята 19 июня на 30-й день вегетации, вторая – 29 июля – на 60-й день вегетации и 3-я – 24 ноября перед уходом растений в зиму. На рис. 2.5 представлена структурная, метамерная, схема типичных для первых двух проб растений.

Рис. 2.5. Структурная схема растений *Ae. longissima* на 30-й и 60-й дни вегетации 1994 г.

Морфогенетический анализ вегетирующих растений показал – к 30-му дню вегетации у растений на главном побеге заложилось по 9 вегетативных фитомеров. Листовые примордии четырех нижних фитомеров развернулись в листья. Пазушные почки полностью сформировались у пяти фитомеров. У трех нижних фитомеров почки развернулись в побеги. Почка четвертого фитомера тронулась в рост. Побеги кущения, также как и главный, имеют сложную метамерную структуру. У них заложилось 7-8-ми вегетативных фитомеров, обособились по 2-3 пазушных почки. Часть почек тронулась в рост, сформировалось один или два побега III порядка. Конусы нарастания всех побегов и почек находились на II этапе органогенеза.

Анализ пробы растений на 60-й день вегетации показал – растения перешли в генеративную фазу развития. На главном побеге сформировался зачаточный колос (V этап органогенеза). На побегах кущения отмечено начало формирования соцветий. Метамерная структура вегетативной сферы растений в течение 30-ти дней с первой до второй пробы продолжала усложняться. На главном побеге в листья развернулись листовые примордии 5-го, 6, 7 и 8-го фитомеров. Закрытые пазушные почки 4-го и 5-го фитомера развернулись в побеги. Почки 6-го, 7, 8 и 9-го фитомеров достигли этапа закрытой почки. Усложнились побеговые системы из пазушных почек 2-го, 3-го, 4-го и 5-го фитомеров. Появились побеги III порядка. В пробе 24 ноября перед уходом растений в зиму растения имели сложную побеговую структуру. К этому времени все побеги растений выколосились. Колосья были небольшие, ярко зеленые. Более детально процесс формирования колосьев нами не прослежен. Зимой 1994/95 гг. все растения эгилопса погибли.

Уже первый просмотр вегетирующий растений *Ae. longissima* показал – закономерности формирования метамерной структуры у эгилопса те же, что и у пшеницы. Присланный образец по типу развития форма поздняя или полуозимая с интенсивными ростовыми процессами. При весеннем посеве сформировались очень сложные по структуре растения. Но семенного материала в этом опыте, как и в других, мы не получили. Растения зимой погибли.

Возвратились к изучению морфогенеза коленицы в 2004 г. Посевы производили в Ботаническом саду МГУ на Воробьевых горах. Из ВИРа был поучен образец К – 202, Израиль, форма озимая. Посев в 2005 г. был произведен дважды – 29.IV и 18. IX. Метамерные схемы растения апрельского посева представлены на рис. 2.6. Наблюдения показали – условия Подмосковья оказались для образца некомфортными. Всходы были недружными. Ростковая функция растений невелика.

На 10-й день от посева у растений развернулось из листовых примордиев нижних фитомеров два зеленых листа. В открытых почках растений было уже по 8 фитомеров. К трем фитомерам зародышевой почечки добавилось еще 5 фитомеров. Почки сформировались на трех фитомерах. Практически сформировалась почти вся метамерная структура растений данного посева.

Посев 29.IV -2005 г.

Рис. 2.6. Структурные схемы растений. *Ae. longissima* в опыте 2005/6 гг.

А – пробы в 2005 г. Б – проба растений на V этапе органогенеза весной 2006 г.

При дальнейшей вегетации на главном побеге заложилось еще три вегетативных фитомера, в листья развернулось от двух до четырех листовых примордиев, а в побеги – от одной до четырех пазушных почек. В посеве отмечены однопобеговые растения, растения с одним, двумя, тремя и

четырьмя побегами кущения. На рис. 2.6 в пробе на 87 день вегетации представлена метамерная структура наиболее развитого растения посева. Сохранившиеся за зимний период растения перешли на генеративную фазу развития. Начинается формирование колосьев. На структурной схеме этого растения, видно – растяжение междоузлий на V этапе органогенеза протекает по типу «пшеница». Узлов немного, нижние 3-2 сближены. Междоузлия растянуты на ортотропных частях побегов (табл. 2.1).

**Таблица 2.1. Структура созревших побегов *Ae. longissima*.
Опыт 2005/6 гг. проба 27.V – 2006 г.**

Междоузлия см	1, 2	3	4	5	6	7	колос, мм
Главный побег	сближены		0,7	4,5	9,5	0,2	2,0
Побег за колеоптиле	сближены	1,8	7,7	3,9	0,3	-	1,6
Побег за 1 листом	сближены		5,5	3,8	0,3	-	1,2

В посеве 2008 г. образца К-32979 (Турция, форма полуозимая) обнаружен другой тип растяжения междоузлий побегов. Посев весенний, выколашивание в конце августа. Схемы структуры растений на разных периодах вегетации представлены на рис. 2.7.

Рис. 2.7. Структурная организация растений *Ae. longissima* в посеве 2008 г.

На 30 день у растений сформировалось 8 вегетативных фитомеров, 5 развернутых листьев, 1-2 побега и 12 пазушных зрелых почек. На 90 день вегетации отмечен переход в генеративную фазу развития. Вегетативная сфера – 10 вегетативных фитомеров, 8 развернутых листьев, 3-4 пазушных почек, до 20 побегов кущения. В пробе на 115 день вегетации – растения находились на VII этапе органогенеза, перед колошением.

В колосках на VII этапе органогенеза, формируются цветки, сформировался верхушечный колосок. Растения представляют собою сложные дернины. Стебли тонкие, многоузловые, нижние части полегшие. Нижние междоузлия, как и верхние, растянуты. В летнем посеве 2008 г. отмечен другой тип растяжения междоузлий. А это свидетельствует о более сложных регуляторных механизмах регуляции структуры растений у *Ae. longissima*.

Многолетний анализ растений *Ae. longissima* в посевах в Подмоскowie показал: архитектурная модель формирования структуры растений та же, что и у пшеницы, регуляторные процессы формирования структуры растений у коленицы несколько отличались от таковых у пшеницы. Условия вегетации не для всех образцов коленицы были благоприятны. Жизненные формы растений в посевах разных лет значительно различались.

*Морфогенез T. dicoccoides (Koern. ex Aschers. et Graebn.)
Schweinf. Полба дикая (дикорастущая) Геномы Aⁿ B*

Полба дикая – одна из древнейших культур, возделываемых человеком. Полба дикорастущая широко распространена в Израиле, Палестине, Иордании, Ливане, Юго-Восточной Турции. Вид мезофитный. Образ жизни – озимый, редко яровой [Культурная флора, 1979; 39-46]. В наших исследованиях были только яровые формы.

Полба дикая, *T. dicoccoides* – первичный амфидиплоид секции *Dicoccoides*. Донором генома Aⁿ был предок *T. urartu* (Конарев др., 1976; 656-665). Донором генома B – предок *Ae. longissima* (Культурная флора, 1979; 22-25).

Вид *T. dicoccoides*, как и другие виды рода *Triticum*, высевали на опытном поле Ботанического сада МГУ с 2004 по 2010 гг. Анализ растений типичный для данного исследования.

На рис. 2.8 представлены схемы становления структурной организации растений полбы дикой в посеве 2005 года. К 20-у дню вегетации на главном побеге заложилось 7 вегетативных фитомеров. Листовые примордии двух нижних фитомеров развернулись в листья. На трех нижних фитомерах сформировались закрытые пазушные почки, на четвертом обособился меристематический бугорок почки. К пробе на 28 день вегетации растения перешли в генеративную фазу. Начинается формирование генеративных фитомеров. На главного побега развернулся лишь один – третий лист. К 35 дню вегетации полностью завершилось формирование генеративных фитомеров (колосков), в вегетативной зоне развернулись еще два листа и из почек – два побега. К 50-у дню вегетации полностью сформировались структуры колоса главного побега, а в вегетативной зоне развернулся 6-й лист.

Приведенные на рис. 2.8 данные свидетельствуют, что и у тетраплоидного вида та же схема формирования структурной организации растений.

Конкретный габитус или жизненная форма каждого растения в популяции или культурном посеве зависит от того какие из элементов метамеров зачаточного главного побега развернутся в функционирующие органы растения. Это четко прослеживается на анализе типов растений в посеве полбы дикой в 2005 г. (рис. 2.8, Б).

2005 г. Посев - 30.IV

Рис. 2.8. Анализ растений *T. dicoccoides* в опыте 2005 года.

А – формирование структурной организации растений в течение онтогенеза; Б – типы растений в посеве 2005 г.

Сорок растений из 100 проанализированных это однопобеговые растения, практически функционирующие главные побеги. В функционирующие органы реализовались лишь листовые примордии вегетативных фитомеров и генеративные фитомеры – органы колоса. У 37 растений из 100 развернулась в побег одна пазушная почка, у 14 растений в побеги развернулось две почки, у 7-ми растений – три почки, а у 3-х – четыре. Метамерная матрица зачаточного главного побега практически однотипная у всех растений посева реализуется, развертывается в функционирующие органы растения у отдельных особей неодинаково. В усложнении структурной организации каждого растения посева решающую роль играет его ростовая функция и сложившиеся у него в процессе вегетации регуляторные процессы.

T. dicoccoides – предок твердой и мягкой пшеницы. В полигеноме предка полбы дикорастущей решающую роль играли и геном и плазмид *Ae. longissima*, так как этот вид был материнским растением.

Многолетний анализ морфогенеза сравниваемых видов показал – структурная организация растений (архитектурная модель) исследованных и диплоидных и тетраплоидного видов однопорядковая, присущая однолетним злакам. Наблюдения за становлением структуры растений у исследованных диплоидных и тетраплоидного видов показали: в первые 20 дней вегетации у всех видов формируется вегетативная зона зачаточного главного побега – закладывается от 7-ми до 14 –ти вегетативных фитомеров. На наш взгляд, на первых этапах развития однолетнего злака действуют общие для однолетних злаков регуляторные механизмы. Переход в генеративную фазу развития и формирование определенного для вида количества генеративных фитомеров – видоспецифические процессы. Развертывание элементов фитомеров в функционирующие органы растений – конкретная жизненная форма каждого растения – определяются: типом развития формы, присущим ей уровнем ростовых процессов и видовыми особенностями регуляторных процессов.

3. Видовые особенности морфогенеза однолетних злаков на примере тетраплоидных видов пшеницы подрода *Triticum*

Исследования видов и сортов пшеницы проводятся авторами с пятидесятих годов прошлого столетия. Одной из задач исследования было выявление закономерностей морфогенеза и структурной организации видов рода *Triticum*. Итоги исследований опубликованы (Мурашев, 1976; Морозова, 1986; Мурашев, Морозова, 2005; 12-17; Морозова, Мурашев, 2009).

Пшеница относится к семейству злаков (Poaceae), одному из высокостоящих специализированных семейств в классе однодольных, а как продукт естественного отбора относится к жизненной форме травянистых розеткообразующих однолетников (Серебрякова, 1971; 1980; 75-86). Однолетники оказываются более специализированными по сравнению с их многолетними предками (Цвелев 2005: 235).

Виды эгилопсов, доноры геномов В, D, G полиплоидных пшениц, также относятся к жизненной форме травянистых розеткообразующих однолетников. Морфогенез шести диплоидных видов *Aegilops* и вида *Dasypyrum villosum*, потенциальных сородичей пшеницы, также были, предметом нашего многолетнего изучения.

Задачей данного раздела было показать на разборе особенностей морфогенеза тетраплоидных видов пшеницы (секция *Dicoccoides*, подрод *Triticum*, геном A^uB) видовые особенности в реализации процесса формирования габитуса растений.

Методика анализа растений во всех опытных посевах во все годы исследования была одинаковой. С момента появления всходов у всех сравниваемых видов одновременно периодически отбиралось по 10-20 особей и проводился (на основе концепции фитомера, как основной структурной единицы, составляющей тело высших растений) полный морфологический анализ растений.

Краткие сведения по тетраплоидным видам, представленные в данном разделе, почерпнуты также из монографии «Культурная флора СССР. I. Пшеница» (1979).

Как уже указывалось ранее, целью данного раздела показать на анализе морфогенеза достаточно большой группы тетраплоидных пшениц проявление кроме общих закономерностей и видоспецифических особенностей.

Краткая характеристика тетраплоидных видов пшеницы

1. *T. dicoccoides* – одна из древнейших культур, возделываемых человеком (Египет – V тыс. лет до н.э.) Мезофит. Образ жизни – озимый, редко яровой. *T. dicoccoides* потомок первичной тетраплоидной пшеницы с геномом A^uB.

В результате гибридизации где-то в неогене (Цвелев. 2005: 119) прототритикума (геном А^u) и протоэгилопса (геном В) возникла первичная тетраплоидная форма с геномом А^u В. Очаг возникновения – Юго-Западная Сирия и прилегающие к ней районы Израиля и Иордании (К. Ф. 1979; 39-45).

2. *T. dicoccum* – Эммер. Первая полиплоидная культурная яровая пшеница. В древности имел огромное хозяйственное значение. Ныне сохранилась местами на юге Аравийского полуострова, а также в горных районах Турции, Испании, Азербайджана, Армении, Татарии, Чувашии (К.Ф., 1979; 50-56).

3. *T. ispahanicum* – истари возделывался бахтиярами в горных селениях Ирана. Обнаружен в 1951 г. в горах близ города Исфахан (К.Ф. 1979; 70-75).

4. *T. turgidum* – древняя культурная пшеница. (Египет – III тыс. до н.э., Швейцария – упоминается в VI и VIII вв.). Растения мощные, озимые, полуюзимые, яровые. Приморский климат (К.Ф. 1979; 76-82).

5. *T. durum* – древняя культура. Имеет большое производственное значение после пшеницы мягкой. Введена в культуру к I-III тыс. до н.э. Пшеница степного климата. Яровая, реже озимая (К.Ф. 1979; 93-100).

6. *T. turanicum* – впервые описал Н.К. Васильев в 1899 г.. В 1947 г. М. М. Якубцинер дал новое название – *T. turanicum*. Экотип оазисного земледелия со знойным сухим летом. Яровая, реже озимые и полуюзимые формы (К.Ф. 1979; 127-133).

7. *T. polonicum* – впервые отмечен в гербариях в первой половине XII в. Распространен по всему земному шару как примесь к твердой пшенице. Молодой вид. Приурочен к степям. Яровой, скороспелый. слабо зимостойкий (К.Ф. 1979; 135-138).

8. *T. persicum* Vav.– является древним видом, возникшим по некоторым данным к 6500 -6000 гг. до н.э. В хромосоме 5А имеет фактор Q, ответственный за легкий обмолот. Типично высокогорная пшеница. Образ жизни – яровой. Скороспелая, холодостойкая (К.Ф. 1979 :177-186).

Краткие характеристики видов свидетельствуют о чрезвычайном разнообразии их по древности, по истории, по местообитанию, требованиям к факторам среды, значению в сельскохозяйственном производстве.

Анализ фактического материала

Ростовые процессы, их интенсивность, лежат в основе реализации морфогенеза растений (Синнот, 1963; Сабинин, 1963; Эсау, 1969).

Многолетние наблюдения реализации морфогенеза растений видов пшеницы при одновременном посеве показывают, что виды заметно различаются по ростовым процессам (рис. 3.1 и 3.2).

На рис. 3.1 по каждому показателю созревших колосьев приведены пределы варьирования признака и средняя величина. Наибольшая длина колосьев отмечена у растений *T. polonicum*, а наименьшая – у *T. durum*. Наибольшее число колосков заложилось у *T. turgidum*, а наименьшее – у *T. durum* и *T. turanicum*. Наибольшее число зерновок в колосе формировалось у *T. turgidum* а наименьшее – у *T. polonicum*.

Рис. 3.1. Варьирование количественных показателей структур созревших колосьев тетраплоидных видов пшеницы (секция *Dicoccoides*). Бот. сад МГУ, 2004-2008

Данные рис. 3.2 свидетельствуют – интенсивность и биоритмика роста листьев у тетраплоидных видов заметно различаются.

Рис. 3.2. Варьирование длины листьев главного побега у растений тетраплоидных видов относительно генеральных среднеарифметических величин для всех видов рода *Triticum*. (Опыты 2004 – 08 гг.)

Виды: 1 – *T. dicoccoides*; 2 – *T. dicoccum*; 3 – *T. ispahanicum*; 4 – *T. turgidum*; 5 – *T. durum*; 6 – *T. turanicum*; 7 – *T. polonicum*; 8 – *T. persicum*

На рис. 3.2 приводятся данные по длине листьев главных побегов только по 8 тетраплоидным видам, но на опытном участке ботсада МГУ высевались практически все виды рода *Triticum*, и у всех видов в пробах измерялись листья главных побегов и для каждого листа была рассчитана «генеральная среднеарифметическая величина». Поэтому на рис. 3.2 длина листа каждого яруса соотносится с генеральной среднеарифметической величиной рассчитанной для всех видов рода

В табл. 3.1 приведены данные многолетних наблюдений за функционированием апикальных меристем главных побегов растений тетраплоидных видов. Учтено время функционирования апикальных меристем от посева и до отмирания, а также время перехода растений каждого вида в генеративную фазу развития и время функционирования апикальных меристем на генеративной фазе, подсчитано на главном побеге число вегетативных и генеративных фитомеров.

Таблица 3.1. А – Сопоставление продолжительности функционирования апикальных меристем главных побегов у растений тетраплоидных видов. Б – Сопоставление числа вегетативных и генеративных фитомеров (среднее из четырех лет наблюдений)

Тетраплоидные виды	А. Продолжительность (днг.) функционирования апикальной меристемы главного побега			Б. Метамерная структура зачаточного главного побега (число фитомеров)		
	От посева до отмирания	От посева до IV этапа	От IV-го этапа до VI этапа	Вегетативные ф - меры (лимиты)	Генеративные фитомеры (средние, лимиты)	
<i>T. dicoccoidts</i>	34	27	7	6 - 10	13,5	11-15
<i>T. dicoccum</i>	29	22	7	6 - 10	12,0	10-14
<i>T. ispahanicum</i>	32	24	8	6 - 8	13,2	11-14
<i>T. turgidum</i>	41	31	10	7 - 10	15,8	14-19
<i>T. durum</i>	34	27	7	8 - 10	11,3	10-13
<i>T. turanicum</i>	35	28	7	8 - 10	11,5	10-14
<i>T. polonicum</i>	38	31	7	6 - 10	15,2	13-18
<i>T. persicum</i>	32	25	7	6 - 9	13,3	12-15

Длительность функционирования апикальных меристем главных побегов у тетраплоидных видов – от посева до отмирания – в Подмоскowie варьировала от 29 до 41 дня. Длительность периода вегетации от посева до перехода растений в генеративную фазу развития (IV этап) варьировала от 28 дней до 31 дня. На главных побегах отмечено от 6 до 10 вегетативных фитомеров. Длительность периода функционирования апикальных меристем главных побегов на генеративной фазе развития от IV этапа органогенеза и до отмирания (VI этап органогенеза) у всех видов кроме *T. ispahanicum* и *T. turgidum* равнялась 7 дням. За этот период у сравниваемых видов сформировалось разное число колосков (от 10 до 19).

Наблюдения показали, длительность функционирования апикальных меристем главных побегов зависит от темпов развития растений вида. Наиболее медленно завершается цикл развития у растений *T. turgidum* и *T. polonicum*, наиболее быстро – у *T. dicoccum*.

На рис. 3.3 показана метамерная структура главных побегов у растений тетраплоидных видов на 20 день вегетации (опыт 2004 г.).

Конусы нарастания главных побегов небольшие (0,2 – 0,5 мм), в листья развернулись листовые примордии двух – трех нижних фитомеров, общее число вегетативных фитомеров равнялось 7 – 9. На четырех нижних фитомерах отмечаются и пазушные почки.

Рисунок составлен так, что каждая клетка соответствует 1 кв.мм увеличенному в 20 раз. В клетках зарисованы пазушные почки соответственно их размерам. К 20 дню вегетации почки трех нижних фитомеров у всех видов достигли этапа закрытой зрелой и у некоторых видов тронулись в рост. Почка 4-го фитомера сформировалась также у всех видов, но находится, на этапе еще незакрытой почки.

Открытая почка главного побега	9	8	7	8	7	7	8	8
Третий лист Почка 4-го фитомера								
Второй лист Почка 3-го фитомера								
Первый лист Почка 2-го фитомера	12мм 	2мм 	1-5мм 		1-2мм 	3-6мм 	4-6мм 	
Колеоптиле Почка 1-го фитомера	7мм 				1,2мм 			
виды	1	2	3	4	5	6	7	8

Рис. 3.3. Метамерная структура главных побегов и размеры почек у тетраплоидных видов на 20 день вегетации. 2004 г.

Виды: 1- *T. dicoccoides*; 2 - *T. dicoccum*; 3 - *T. ispahanicum*; 4 - *T. turgidum*; 5 - *T. durum*; 6 - *T. turanicum*; 7 - *T. polonicum*; 8 - *T. persicum*

Цифры в графе «открытая почка главного побега» – число вегетативных фитомеров. Клетка рисунка соответствует 1мм².

Кружок со стрелкой – почка начинает расти

Многолетние наблюдения показывают: практически у всех видов с яровым образом жизни формируется на ранних этапах онтогенеза однопорядковое число вегетативных фитомеров – от 6 до 10. В зародышевой почке, как правило, сформировано 3 фитомера. Формирование 4-го и последующих вегетативных фитомеров у растений всех видов начинается с момента наклевывания зерновок и заканчивается к 15-20 дню вегетации. А это свидетельствует о том, что, морфогенетические процессы на ранних этапах онтогенеза растений у всех представленных форм однопорядковые и приводят к формированию сопоставимого числа вегетативных фитомеров.

Иная регуляция морфогенетических процессов обнаруживается у видов при формировании генеративных фитомеров (колосков). У всех видов формирование зачаточных колосков процесс очень короткий – длится не более 7-10 дней – и очень интенсивный (табл. 3.1). За одно и то же время (например, 7 дней) у разных видов формируется разное число колосковых бугорков. За один и тот же период у видов *T. turgidum* и *T. polonicum* в среднем в колосе формируется 15,8 и 15,3 колосков, а у *T. durum* только 11,3 колоска. Эти факты заставляют предположить, что на этом этапе онтогенеза начинают действовать уже не общие для всех видов регуляторные процессы, а видовые регулирующие механизмы.

У всех растений вида на ранних этапах онтогенеза на вегетативной фазе развития формируется однопорядковое число вегетативных фитомеров и однопорядковое число зрелых пазушных почек. Конкретный габитус

каждого растения посева зависит от особенностей разворачивания элементов вегетативных фитомеров в функционирующие органы растения.

Проиллюстрируем это положение материалом, представленном на рис. 3.4. Напоминаем, в пробе на 20 день вегетации (рис. 3.3) у всех видов и у всех растений посева на главных побегах сформировалось от 8 до 10 –ти фитомеров и по 4 зрелых пазушных почек.

Типы растений (Число побегов) В И Д Ы
<i>T. dicoccoides</i>	38,7	36,8	14,2	7,5	2,8
<i>T. dicoccum</i>	14,3	37,6	32,8	7,5	8,3
<i>T. ispahanicum</i>	15,9	42,2	34,8	2,8	4,3
<i>T. turgidum</i>	44,4	29,9	13,4	11,3	1,8
<i>T. durum</i>	53,7	24,5	16,4	5,4	1,0
<i>T. turanicum</i>	33,9	36,4	16,1	8,5	5,3
<i>T. polonicum</i>	34,6	34,6	18,7	6,5	5,6
<i>T. persicum</i>	74,1	12,4	8,6	4,3	1,0

Рис. 3.4. Варьирование (в %) типов растений в посевах тетраплоидных видов в 2004 г.

Анализ растений в последующих пробах показал: у растений в посевах видов в побеги разворачивается разное число пазушных почек. В 2004 г. у всех видов отмечается группа растений, представленная только главным побегом, и группы с одним, двумя, тремя, четырьмя побегами кущения. Наиболее интенсивный процесс разворачивания пазушных почек в побеги отмечен у *T. dicoccum* и *T. ispahanicum*, а наименее интенсивный – у *T. persicum*.

Материал рис. 3.4 показывает, регуляция разворачивания почек в побеги своеобразна для каждого вида и индивидуальна для каждого растения.

Заключение

Растение пшеницы по жизненной форме, как однолетний злак, представляет двухуровневую структурную систему – метамерную и первичного куста (Гатцук.1974; 100-112). Побеги состоят из фитомеров, а первичный куст – система побегов моноподиального главного побега.

При общем типе структурной организации растений однолетних злаков, конкретный габитус каждого растения однолетнего злака зависит от: 1) ростовых функций вида и на этом фоне от ростовых функций каждого растения полевой популяции; 2) – от интенсивности и ритмики роста элементов

метамеров зачаточного главного побега в функционирующие органы, листовых примордиев вегетативных фитомеров – в листья; пазушных почек – в побеги; генеративных бугорков фитомеров – в колоски и цветки; инсерционных дисков – в узлы и междоузлия побега и членики колосового стержня колоса; 3) – от типа и темпа развития формы (яровые, озимые, скороспелые, позднеспелые).

Многолетние исследования лаборатории биологии развития растений позволяют утверждать, что у всех изученных видов, различающихся как по геномным формулам, так и уровнем ploидности, формирование метамерной структуры побегового тела протекает однотипно. Сопоставление этого процесса одновременно у исследуемых видов позволило обнаружить, что на разных этапах формирования структуры растения действуют и проявляются регуляторные механизмы различной значимости – общеродовые, видовые и индивидуальные.

Исследования показали, что морфогенез однолетнего злака – это целая система филогенетически отработанных коррелятивных зависимостей, как общего значения, очень стойких, так и более частных, более подвижных, соотношение которых в процессе индивидуального развития и приводит к формированию конкретной жизненной формы (габитуса) каждого растения.

4. Морфогенез видов *T. persicum* Vav. (геном A^uB), *Ae. tauschii* Coss. (геном D) – потомков скрещивания – и гексаплоидных видов (геномы A^u B D)

Доказано, что тетраплоидные и гексаплоидные виды пшеницы являются естественными аллоплоидами от скрещивания диплоидных и тетраплоидных пшениц с отдельными видами рода *Aegilops*.

Гексаплоидные виды возникли при спонтанном скрещивании, возможно, уже в историческое время в голоцене (Цвелев. 2005; с. 119; К.Ф.; с.27,29), культурного тетраплоида с *Ae. tauschii* Coss (= *Ae. squarrosa* L.). И таким образом, в ареале *Ae. tauschii* возникла первая гексаплоидная пшеница, которая дала начало пшенице свайных построек *T. antiquorum*. Геном D в сочетании с двумя первыми геномами (A^uB) обеспечил ей большое внутривидовое разнообразие, расширение ареала, благодаря повышенной приспособляемости к условиям среды, появлению озимых форм.

Первоначальная догадка о подобном пути возникновения гексаплоида с геномом A^uBD принадлежит Н. Kihara и F.Lilienfeld (К.Ф. 1979: 28).

В работах В. Г. Конарева и др. (1976) показано, что наиболее вероятным донором генома D является *Ae. tauschii* subsp. *strangulata*. Ареал этого подвида сравнительно небольшой (Азербайджан, Армения, Юго-Западная Туркмения и примыкающая к ним территория Ирана). Он включен внутрь ареала второго подвида subsp. *tauschii*. Вероятно, именно в пределах ареала subsp. *strangulata* произошел спонтанный синтез гексаплоидной пшеницы (К.Ф. 1979: с.234, 236). Исследования показали, что при возникновении первичного гексаплоида, наибольшая вероятность выживания в природных условиях могла быть в случае, когда донором компонента A^uB был *T. persicum*, а донором компонента D – *Ae. tauschii* Coss (= *Ae. squarrosa* L.), *T. persicum*, возникшая мутационно у *T. dicoccum*, приобрела фактор Q. Этот фактор имел огромное эволюционное значение, обеспечив голозерность главного хлеба человечества – пшеницы мягкой (К.Ф. 1979: с. 26, 28). Геном D, внесенный в тетраплоидную пшеницу зародышевой плазмой *Ae. tuschii*, обусловил хорошие хлебопекарные свойства мягкой пшеницы и озимый тип вегетации. Отрицательным свойством является поражаемость этого вида бурой ржавчиной (Жуковский, 1928 : с. 417- 460).

Задачей данного раздела было на основе многолетних наблюдений вегетирующих растений большого набора видов пшеницы и эгилопса – однолетних злаков – сопоставить особенности морфогенеза потомков, участников далекого спонтанного скрещивания, тетраплоидного вида *T. persicum*, и диплоидного вида *Ae. tauschii*, а также восьми гексаплоидных видов, составляющих секцию *Triticum* рода *Triticum*.

Работа проводилась на опытных участках лаборатории биологии развития растений кафедры высших растений биофака МГУ с 1981 по 2010 гг. Весь семенной материал по видам мы неоднократно получали по запросам из Всероссийского НИ института растениеводства им. Н. И. Вавилова. Приносим сотрудникам института глубочайшую благодарность.

Во всех опытных посевах во все годы исследования для всех исследуемых видов методика анализа растений была одинаковой. С момента появления всходов периодически отбиралось по 10-20 особей и проводился на основе концепции фитомера, как основной структурной единицы, составляющей тело высших растений, полный морфофизиологический и структурный анализ растений. Такой анализ позволяет понять не только особенности морфогенеза исследуемых форм, но и в какой-то мере и регуляторные процессы.

Морфогенез T. persicum Vav. ex Zhuk. (T. carthlicum Nevski)
Пшеница персикум (карталинская, дика) 2n=28. Геном A^uB

Открыта в 1912 г. Н.И. Вавиловым (1918). *T. persicum* является древнейшим видом. По некоторым данным возникновение *T. persicum* относится к 6500 – 6000 г. до н. э. Обитает в Турции, в Закавказье, Армении, Грузии. Возделывается в Иране и Ираке. Это типичная высокорослая пшеница. Образ жизни яровой. Скороспелая, холодостойкая, иммунная к мучнистой росе. Наличием длинных остей на колосковых чешуях *T. persicum* отличается от всех остальных тетраплоидных видов (Культурная флора, 1979 с. 28). Первичная форма *T. persicum* возникшая мутационно у *T. dicocum* приобрела фактор Q. В хромосоме 5A *T. persicum* имеется фактор Q, который ответствен за легкий обмолот колоса и прочность его стержня. Этот фактор имел огромное эволюционное значение при переходе пшеницы с тетраплоидного на трехгеномный гексаплоидный уровень, обеспечив голозерность главного хлеба человечества – пшеницы мягкой.

В 1981 г. из ВИРа мы получили два образца *T. persicum* – К – 12970 var. *fuliginosum* и К – 7879 var. *stramineum*. До 2004 г. оба образца, как и другие виды, высевали на опытном поле Звенигородской биостанции МГУ. С 2004 по 2009 год посева проводили на опытном поле Ботсада МГУ. На рис. 4.1 представлены внешний вид (а) и структурная организация (б) растений двух разновидностей *T. persicum* на 28 день вегетации в 1981 г.

В опыте 1981 года у того и другого образца *T. persicum* на главных побегах к 28 дню вегетации сформировалось по 8 вегетативных фитомеров. Растения var. *fuliginosum* находились на вегетативной фазе развития, а var. *stramineum* перешли на генеративную фазу. Развертывание элементов фитомеров зачаточного главного побега в функционирующие органы идет более интенсивно у растений разновидности *stramineum* – почки нижних фитомеров тронулись в рост, появились побеги кущения.

Более детально картина морфогенеза растений *T. persicum* (Var. *stramineum*) посева 2005 г. представлена на рис. 4.2.

Посев 12.V - 1981г., проба - 8.VI

T. persicum

Var. *fuliginosum*

Рис. 4.1. Метамерная структура двух разновидностей *T. persicum* на 28 день вегетации (а, б)

Обозначения элементов фитомеров (в): 1 – узлы и междоузлия гл. побега; 2 – coleoptile, предлист; 3 – развернутый лист; 4 – колпачковый примордий; 5 – воротничковый примордий; 6 – недифференцированный бугорок почки; 7 – незакрытая почка; 8 – зрелая закрытая почка; 9 – растущая почка; 10 – конус нарастания на III этапе; 11 – конус нарастания на IV этапе.

Звенигородская биостанция МГУ

На схеме А. показана метамерная структура растений на 20 день от посева. На зачаточном главном побеге заложилось 8-9 вегетативных фитомеров и 4 пазушных почек. В листья развернулись листовые примордии двух нижних фитомеров. Такая метамерная структура отмечена у всех растений посева.

На схеме Б. представлены типы растений в конце вегетации. Метамерная, однотипная структура вегетативной сферы растений, заложенная на ранних этапах вегетации, реализуется у отдельных растений посева неодинаково.

Схема В. иллюстрирует процессы формирования генеративной сферы и формирования колосков колоса. По классификации проф. Ф.М. Куперман (1969: с. 112, 113), это период IV – V этапов органогенеза побега. В наших опытах у *T. persicum* генеративная фаза развития наступала на 18-22 день от посева. Весь период формирования зачаточных колосков зачаточного колоса длился в разные годы 6-9 дней. За это время в зачаточном колосе формировалось в среднем по 14 колосков. На схеме В. приведены зарисовки (авторов) колосков от момента появления колоскового бугорка до созревших колосков.

На рис. 4.2. приведены еще и биометрические данные созревших колосьев в урожае 2007 г. (схема Г.). Длина колосьев варьировала от 6,0 до 9,2 см, а число колосков в колосе от 12 до 15. Условия Подмосковья оказались достаточно благоприятными для *T. persicum*, всхожесть высокая, растения

сильные, их было много. Это позволило достаточно полно проследить и описать морфогенез растений в течение всего цикла развития. На фоне морфогенеза *T. persicum* описываем морфогенез *Ae. tauschii*.

2005 год Посев 30.IV

Формирование вегетативных фитомеров (А.)

вегетативной сферы (Б.)

Формирование генеративной сферы (к б л о с ь е в)

Г. 2007г. Урожай

Проба - 2.VII. 52 день

Рис. 4.2. *T. persicum*. Карта-схема реализации морфогенеза растений вида в посеве 2005 года в Ботаническом саду МГУ

А – метамерная структура растений на 20-й день вегетации;

Б – типы растений в конце вегетации; В – формирование генеративных фитомеров; Г – растения урожая 2007 г.

Морфогенез Ae. tauschii Cosson
(*Ae. squarrosa* auct. non L.) $2n=14$. Геном D

Растения образца К– 62459 прошли яровизацию. К 27-30 дню вегетации они переходят в генеративную фазу, а к 39 дню вегетации на зачаточном колосе главного побега формируется верхушечный колосок. Растения кустятся, но куст не очень сложный. В пробе 10 августа отмечено выколашивание.

Яровизированные зерновки образца К – 58502 за месячный срок в холодильнике не прошли полностью яровизацию. Но к 52 дню вегетации конусы нарастания главных побегов переходят в генеративную фазу. Процессы дифференциации конусов нарастания идут очень медленно. В пробе 10 августа на 91 день вегетации конусы нарастания оставались на 1У этапе органогенеза. Отмечается в этой деланке и редукция побегов. Кусты стали проще по сравнению с предшествующим анализом.

Ae. tauschii Coss. – один из родичей первичной гексаплоидной пшеницы.

Происхождение гексаплоидной пшеницы связывают с присоединением генома D (*Ae. tauschii*) к генетическому комплексу тетраплоидного вида. Геном D участвовал в образовании пшениц мягкой и маха (Декапрелевич, 1973).

Ae. tauschii – однолетник 20–40 см высотой. Колос линейный или цилиндрический. Колосковый стержень – ломкий (распадающийся на части с отдельными колосками). Верхний колосок плодовой. Зерновка сростается с цветковыми чешуями (Гандилян. 1980: с. 195-197).

Распространение: Крым, Кавказ, Армения; Грузия, Казахстан, Средняя Азия. Произрастает на сухих каменистых и глинистых, травянистых склонах, от предгорий до среднего пояса гор. Представлен биологически яровыми и озимыми формами.

Геном D, внесенный в тетраплоидную пшеницу зародышевой плазмой *Ae. tauschii*, обусловил хорошие хлебопекарные свойства мягкой пшеницы и озимый тип вегетации.

За время наблюдений за формированием структуры растений *Ae. tauschii* с 1981 по 2010 гг. просмотрено 6 образцов. В 1982 году растения были получены из Еревана. В 1994 году из ВИРа мы получили колоски образца *Ae. tauschii* из Алма-Ата, район Иссык-Куля, в 2005 г. – из Турции, в 2008 г. – из Азербайджана, Армении, Ирана. Все образцы были или озимыми или полуозимыми.

Высевали образцы и весной, по поступлении материала, и в осенние сроки. Климат Подмосковья не очень соответствовал вегетации южан. Всхожесть образцов была небольшая. В зимний период много растений погибало. Но многолетние наблюдения за вегетирующими растениями позволили выявить особенности морфогенеза растений *Ae. tauschii*. Наблюдения за вегетирующими растениями эгилопса те же, что и за растениями видов пшеницы.

На рис. 4.3 и 4.4 представлены метамерные схемы растений коленницы посева 1982, 1994 и 2005 гг. Растения из Еревана (на рис. Б, 1982 г. получены

самолетом) находились на генеративной фазе развития. На главном побеге и на побегах кущения сформировались зачаточные колосья. По числу вегетативных фитомеров (восемь) – это яровая форма, посеянная осенью. У формы (рис. А), полученной из ВИРа в 1994 г., сформировалась довольно сложная метамерная структура растений. На 30 день вегетации на главном побеге сформировалось 9-11 вегетативных фитомеров и два побега кущения, а к 60 дню – 15 вегетативных фитомеров и 26 побегов кущения разных порядков. Форма озимая.

В весеннем посеве в 2005 г. пробы три раза – на 11 -й, 42 и 98-й день от посева. В первой пробе у растений развернулись в листья листовые примордии двух нижних фитомеров, заложилось еще 4 фитомера и 3 пазушные почки. За 30 дней вегетации метамерная структура растений значительно усложнилась. На главном побеге сформировалось еще 4 фитомера, их стало 11. В листья развернулись листовые примордии еще трех фитомеров, в побеги – две нижние почки.

Рис. 4.3. Метамерная структура растений *Ae. Tauschii*

А – на Звенигородской биостанции МГУ; Б – растений из Еревана. Обозначения элементов фитомеров см. на рис. 1

Растения оставались на вегетативной фазе развития до ухода в зиму. К концу ноября сформировались очень сложные дернины. Дальнейшую судьбу этого посева по техническим причинам нам проследить не удалось.

К 98 дню вегетации у всех растений развернулось по 8-9 листьев. Почки разворачиваются в побеги не у всех растений. Большая группа растений это однопобеговые растения. К сожалению, в течение зимы этот посев погиб.

Осенний посев был просмотрен один раз в конце ноября. Метамерная структура наиболее развитых растений такая же, как и в пробе 27.V- 2006 г., но конусы нарастания находились на вегетативной фазе развития. В пробе 27.V- 2006 г. отмечен переход в генеративную фазу развития. К сожалению, и от этого посева мы не получили созревших растений.

**Рис. 4.4. Метамерная структура растений
Ae. tauschii в посевах 2005 года**

На рис. 4.5 представлены растения *Ae. tauschii* с яровым типом развития (образец из Армении). Посев 7.X-2009 г. Всходили недружно, растянуто. Ушли в зиму в фазе шильца. Вся вегетация весной и летом 2010 г. За весенний период у растений сформировалось 7 фитомеров и развернулось в листья 4-5 листовых примордиев. Растения перешли в генеративную фазу развития (IV этап органогенеза). К 27 мая у растений полностью сформировались зачаточные колосья.

В многолетних исследованиях морфогенеза *Ae. tauschii* были представлены озимые, полуозимые и яровые формы. Исследования показали – тип формирования вегетативной зоны зачаточного главного побега у *Ae. tauschii* такой же, как и у пшеницы: у яровых форм формируется 7-9 фитомеров, у полуозимых и озимых от 11 до 15 фитомеров. Как и у пшеницы конкретное выражение и вегетативной, и генеративной сфер растения (его габитус) определяются регуляторными процессами вида.

Рис. 4.5. Растения *Ae. tauschii* в посеве 2009-2010 гг.

А. – метамерная структура растений в пробе 5 мая; Б. – внешний вид растения в пробе 5 мая; В. – внешний вид растения в пробе 27 мая

Морфогенез гексаплоидных видов пшеницы (секция *Triticum*) $2n=42$, геном A^uBD

В системе рода *Triticum* секция *Triticum* (геном A^uBD , $2n = 42$) представлена семью видами: *T. maha*, *T. spelta*, *T. vavilovii*, *T. compactum*, *T. aestivum*, *T. sphaerococcum*, *T. petropavlovskyi*. Виды секции резко отличаются по фенотипу колоса (размерами колосьев, структурой колосков их плодovitостью). Тритикологи ВИРа (К.Ф., 1979; с. 16) считают, что эти различия определяются наличием или отсутствием ряда главных генов в доминантном состоянии. Появление доминантной аллели гена Q лишает виды трудного обмолота, способствует упрочению колоса. Так, наличие доминантной аллели гена P ответственно за превращение *T. aestivum* в *T. petropavlovskyi*, а гена S – в *T. sphaerococcum*.

Границы ареала произрастания и возделывания видов и в северном, и южном полушарии очень широки, охватывают разные экологические условия.

Приводим очень краткие характеристики видов. Данные получены из монографии ВИРа (К.Ф.1979; с.116-279).

T. MANA Dekapr. et Menabde – ПШЕНИЦА МАХА. Древнейший вид гексаплоидной пленчатой пшеницы. Эндемичный вид Грузии. Ныне не возделывается. Экологически приурочен к лесной полосе от 300 до 1000 м над уровнем моря в зоне избыточного увлажнения. Образ жизни озимый. Ряд ученых считает *T. macha* первичной гексаплоидной пшеницей – живым реликтом, дожившим до наших дней со времен первоначальной земледельческой культуры.

T. SPELTA L. – ПШЕНИЦА СПЕЛЬТА. Древний почти исчезнувший вид. Ныне возделывается в ограниченном количестве. Экологически спельта приурочена к горным районам с достаточным увлажнением. Колосья грубые, жесткие. Зерновки средней длины, стекловидные. Образ жизни озимый и яровой. Гипотез о происхождении *T. spelta* достаточно много. Высказываются предположения о первичном и вторичном происхождении этого вида.

T. VAVILOVII (THUM.) JACUBZ., – Пшеница ВАВИЛОВА. Пшеница ВАНСКАЯ. В 1933 г. род *Triticum* пополнился видом *T. vavilovii*. Открыт М. Г. Туманяном в 1929 г. в образце мягкой пшеницы, полученном из окрестностей озера Ван. Колосья грубые, неломкие, с ложной ветвистостью. Образ жизни озимый. Распространение – Турция, Армения, Азербайджан. Исследователи связывают происхождение пшеницы Вавилова с мутацией у пшеницы мягкой.

T. COMPACTUM HOST. Пшеница КОМПАКТНАЯ (ЕЖОВКА). Реликтовый вид, имевший значительное распространение в прошлом. Возделывается в небольшом количестве в Турции, Иране, Китае, Афганистане. Типично горная пшеница. Вид полиморфный. По ряду морфологических признаков сходен с мягкой пшеницей. Отличается от нее плотным и коротким колосом. Зерновка короткая. Образ жизни озимый, полуозимый, яровой. Представлений о происхождении очень много.

T. AESTIVUM L. – ПШЕНИЦА МЯГКАЯ. Пшеница мягкая – наиболее широко распространена на земном шаре и является основной хлебной культурой. Ареал охватывает пять континентов от северных широт до южных оконечностей Африки и Америки. Хотя пшеница мягкая считается в сравнении с тетраплоидами, молодым видом, данные археологических исследований свидетельствуют о ее древности. Эта пшеница отличается исключительной пластичностью. Образ жизни озимый, полуозимый, яровой, позднеяровой, двуручки. Фенотип пшеницы мягкой определяет наличие фактора Q. По вопросу о пути возникновения фактора Q у этой пшеницы нет единого мнения. Подробно точки зрения на происхождение мягкой пшеницы изложены в монографии "Культурная флора СССР» (1979: 233-236).

T. SPHAEROCCUM PERCIV. Пшеница ШАРОЗЕРНАЯ. Пшеница шарозерная – узко эндемичный вид северо-западной Индии. Выращивается на поливных землях. Колос плотный, чаще квадратный. Колоски 3-4 цветковые. Зерновка шаровидная. Образ жизни яровой. Существует несколько гипотез о происхождении шарозерной пшеницы.

T. PETROPAVLOVSKYI UDACZ. ET MIGUSCH. Пшеница ПЕТРОПАВЛОВСКОГО. Род *Triticum* в 1970 г. пополнился видом *T. petropavlovskyi*. Новый вид доставлен в страну А.М. Горским в 1957 г. из Китая. Пшеница вида «пшеница

Петропавловского» могла возникнуть при мутационном появлении гена Р у пшеницы мягкой. Экологически приурочен к нагорным степям и является резко выраженным типом орошаемого оазисного земледелия в условиях знойного сухого климата. Колос остистый, грубый, рыхлый. Колоски трехцветные. Образ жизни яровой.

Логика анализа морфогенеза всех исследуемых видов в наших исследованиях одна и та же – на ранних этапах развития растений на главных побегах подсчитывали число вегетативных фитомеров и фиксировали разворачивание элементов вегетативных фитомеров в функционирующие органы, а на генеративной фазе развития учитывали особенности формирования у растений генеративных фитомеров и их развитие в структуры колосьев.

Данные по формированию структурной организации растений гексаплоидных видов и развитию вегетативной сферы растений представлены на рис. 4.6, 4.7, 4.8.

Рис. 4.6. Сорт Родина (*T. aestivum*)

А – Морфогенетический анализ проростков с момента прорастания зерновок и по 16 день; Б – Анализ растений на 20-й день вегетации; (а) – метамерная структура; (б) – фенофаза три листа

Наблюдения показывают, что морфогенетическая деятельность апикальной меристемы зародышевой почечки начинается с момента прорастания зерновки. В опыте, представленном на рис. 4.6, у проростков еще при прорастании в почве за первые четыре дня сформировалось два новых фитомера и два меристематических центра пазушных почек. К шестнадцатому дню вегетации растения перешли в генеративную фазу развития. К этому периоду на зачаточном главном побеге накопилось 8 фитомеров и сформировалось 4 пазушных почки. К фенофазе двух-трех листьев, примерно на 20 день вегетации, у всех растений посева полностью формируется метамерная структура вегетативной зоны зачаточного главного побега.

На рис. 4.7 представлены данные анализа метамерной структуры главных побегов гексаплоидных видов в посеве 2004 г.

Рис. 4.7. Метамерная структура главных побегов гексаплоидных пшениц на 20 день вегетации. Посев 2004 г.

Многолетний анализ показал, что на начальных этапах вегетации и у яровых, и у озимых форм морфогенетические процессы однотипны и темпы их формирования однопорядковы. К 20 дню вегетации у всех сравниваемых видов полностью формируется вегетативная зона зачаточного главного побега и на четырех нижних фитомерах побега формируются почки.

У всех яровых видов секции *Triticum* во всех опытах 1981-2007 гг. на главных побегах растений формировалось 7-9 фитомеров, у озимых видов – *T. macha* и *T. vavilovii* – 11-13 фитомеров. И у всех видов на главном побеге на начальных этапах вегетации формируется по 4 зрелых пазушных почки.

Развертывание элементов фитомеров зачаточного главного побега в функционирующие органы и общий габитус каждого растения специфичны для каждого вида и определяются видовыми ростовыми и регуляторными процессами. Видовая специфика формирования вегетативной сферы растений видов достаточно четко иллюстрируется данными рис. 4.8.

В разделе А рис. 4.8 показано, у всех 7 гексаплоидных видов пазушная почка 1 фитомера практически очень редко разворачивается в побег. Наиболее интенсивно разворачивались в побеги пазушные почки у *T. spelta*, а у *T. compactum* – наиболее медленно.

В разделе Б рис. 4.8 сопоставляется длина листьев у гексаплоидных пшениц. Наиболее длинные листья и особенно 4 и 5 у *T. spelta* и *T. compactum*.

У *T. compactum*, *T. aestivum*, *T. sphaerococcum*, *T. petropavlovskii* длина листьев колебалась в пределах генеральных средних величин. Формирование генеративных фитомеров и структуры колосьев представлены на картах-схемах рис. 4.9 и 4.10.

Первый блок карты – схемы рис. 4.9 – это зарисовки зачаточных колосьев при переходе растений в генеративную фазу на IV этапе органогенеза и при завершении дифференциации колосков на V этапе.

Рис. 4.8. Иллюстрация видовой специфики формирования вегетативной сферы растений

А – Видоспецифичность разветвления пазушных почек в побегу;
 Б – Сопоставление у видов длины листьев главных побегов (горизонтальные линии – варьирование длины листьев каждого яруса у гексаплоидных видов относительно генеральных средних величин длины листьев для всех видов рода)

На рисунках конусы нарастания увеличены каждая клетка 4 мм² по сравнению с действительными размерами. Рисунки отражают видовые особенности конусов нарастания на генеративной фазе развития. В квадрате приведены две цифры: верхняя – период в днях формирования генеративных фитомеров, нижняя – число сформированных колосков.

Сопоставление этих данных у сравниваемых видов показывает, что формирование генеративных фитомеров более видоспецифично, чем формирование вегетативных фитомеров. Во втором блоке показаны (схематично) видоспецифические особенности дифференциации зачаточных колосков вдоль оси колоса. 3 и 4 блоки демонстрируют различия колосков при созревании и видовую специфику верхушечных колосков.

На рис. 4.10 представлены данные варьирования длины созревших колосьев у *T. persicum* и пяти гексаплоидных видов. Длина созревших колосьев – четко видоспецифический признак. Наибольшая длина колосьев в данном посеве отмечена у *T. spelta* и у *T. petropavlovskyi*, а наименьшая – у *T. sphaerococcum* и у *T. compactum*.

Формирование
генеративных
фитомеров 1.

Формирование
колосков 2.

Созревший
колосок 3.

Верхушечный
колосок 4.

T. taia

T. spelta

T. compactum

T. aestivum

T. sphaerococcum

T. petropavlovskiyi

Рис. 4.9. Карта-схема формирования генеративных фитомеров и колосьев у гексаплоидных видов. Посев 2005 г.

Анализ морфогенеза гексаплоидных видов пшениц, также как и при анализе других видов, показывает, что видоспецифические черты морфогенеза проявляются и при формировании зачаточного главного побега растений и особенно при разворачивании элементов фитомеров зачаточного главного побега в функционирующие органы.

Рис. 4.10. Варьирование длины созревших колосьев у видов секции *Triticum*. Посев 2004 г.

Завершая анализ представленного в разделе 4 материала, считаем необходимым напомнить, что задачей данной работы было – сопоставить особенности морфогенеза потомков, участников далекого спонтанного скрещивания, тетраплоидного вида пшеницы и диплоидного вида эгилопса, определивших появление основного хлебного злака человечества – пшеницы мягкой (*T. aestivum* L.).

Материалы, представленные в разделе, показывают, что закономерности структурной организации растений у диплоидной коленицы те же, что и у тетраплоидных и гексаплоидных видов пшениц.

Закономерности структурной организации растений всех исследованных видов однотипны. Для них характерна единая «архитектурная модель» (Серебрякова. 1977: с.112, 113).

Конкретные жизненные формы исследованных видов (их общий габитус) видоспецифичны.

Специфика габитуса или жизненной формы растений вида определяются:

1- типом и темпом развития, присущими виду или форме (яровые, озимые, скороспелые-позднеспелые). Это определяет число вегетативных фитомеров зачаточного главного побега и скорость перехода в генеративную фазу развития;

2 – общим уровнем и спецификой биоритмических и ростовых процессов растений вида (наследственно и эпигенетически обусловленных), определяющими особенности разворачивания элементов фитомеров зачаточного главного побега в функционирующие органы;

3 – спецификой регуляторных процессов вида особенно на последних этапах онтогенеза.

5. *Dasyphyrum villosum* (L.) Candargy – потенциальный донор генома A^b пшениц подрода *Boeoticum*

Исследование биологии и морфогенеза родичей пшеницы, как и их геномных связей, чрезвычайно важно для установления эволюционного пути становления культурных форм *Triticum*.

Род *Triticum* L. включает геномы A^u, A^b, B, D, G. Из них собственно пшеничными являются геномы A^u и A^b. Вопрос о донорстве генома A долго оставался дискуссионным. В настоящее время установлено, что донором генома A^u (подрод *Triticum*) является предок современного *T. urartu* или близкая к нему форма (Конарев.1998: 357; Конарев и др.1976: 656-665; Belea, Fejer, 1980: 306-315; Cole et al., 1981: 17-30; Дорофеев и др. 1987: 560), а донором генома A^b у видов подрода *Boeoticum* стал *T. boeoticum* (Конарев и др. 1976: 656-665; Belea, Fejer, 1980: 306-315; Cole et al. 1981: 17-30).

Аналогичный геном A^b выявлен у *Dasyphyrum villosum* (Asins et al., 1986: 551-558; Семенова, 1987: 91-92; 1996: 7). Поэтому на род *Dasyphyrum* в последнее время обращено особое внимание.

Род *Dasyphyrum* (Coss. et Dur.) Borb.(Maire) принадлежит подтрибе *Triticinae* трибы *Triticeae* как и роды *Triticum* L., *Secale* L., *Hordeum* L., *Aegilops* L. Это однолетние травы.

Род *Dasyphyrum* (Coss. et Dur.) Borb. филогенетически, очевидно, более древний в сравнении с родом *Triticum* L., так как представлен монотипными сериями и не получил дальнейшего эволюционного развития на полиплоидном уровне. Род *Dasyphyrum* представлен лишь двумя родственными видами *D. hordeaceum* (Gross. et Dur.) Maire, произрастающим только в Северной Африке (Алжир); и – *D. villosum* (L.) Candargy – синоним *Haynaldia villosum* (L.) Schur. – широко распространенным на юге Европы и России.

Исследование геномного родства *D. villosum* с некоторыми видами родов *Triticum* L. и *Aegilops* L. было впервые проведено А.В. Конаревым и В.М. Чмелевым (1976; 1988) по белкам семян с использованием моноспецифических иммунных сывороток на геномспецифические белки геномов A^b – *T. boeoticum* и *T. monococcum*, A^u – *T. urartu*, геномов B – *Ae. longissima* и D – *Ae. tauschii*. В белках семян дикорастущего *D. villosum* иммунологически выявлено наличие антигенов специфических белков генома A^b *T. boeoticum* и *T. monococcum*.

Цитологический анализ показал также близость морфологического строения хромосом *D. villosum*, *T. boeoticum*, *T. monococcum*, *T. sinskaja*. По строению колоса (расположению колосков в нем) *D. villosum* сходен с видом *T. sinskaja*, входящим в подрод *Boeoticum*, (Asins, Carbonelli, 1986: 551-558). При сравнении отдельных признаков *D. villosum* с признаками видов пшениц подрода *Boeoticum* отмечается у всех из них иммунитет к грибным болезням и высокое качество зерна, что также указывает на их филогенетическую близость.

Исходя из этих фактов о наличии генетического родства между геномом *A^b T. boeoticum* и *T. monocossum* и таковым у *D. villosum*, проф. Л. В. Семенова делает вывод, что этот дикий вид является донором генома *A^b* пшеницы (Семенова; 1987; 1996).

Последний и являлся, наряду с *T. boeoticum* и *T. monocossum*, объектом наших исследований с 1994 по 2010 год.

В данном разделе сделана попытка, используя морфогенетические методы исследования, сопоставить особенности морфогенеза диплоидных форм, носителей генома *A^b*- *D. villosum*, *T. boeoticum*, *T. monocossum* – и выявить на основании фактического материала степень их родства. Колосковый материал *D. villosum* был получен нами от сотрудника ВИРа Семеновой Л. В. в 1994 г и в 2004 гг. а семенной материал видов пшеницы – озимой *T. boeoticum* и яровой *T. monocossum* – был получен нами ранее также из ВИРа. Посевы проводили на Звенигородской биостанции и в ботаническом саду МГУ.

Образ жизни *D. villosum* озимый, форма однолетняя, отличается засухоустойчивостью, устойчивостью к грибным болезням, высоким содержанием белка в зерновках.

Весь цикл развития этой формы имеет обычно два периода активной вегетации. Первый период в год посева, прерываемый или замедляемый наступлением пониженных температур. И второй, на следующий год, когда завершается весь цикл развития. В первый период развития, как правило, формируется вегетативная зона зачаточного главного побега и в той или иной степени вегетативная сфера всего растения. Завершение процесса яровизации стимулирует, уже во второй вегетационный период, формирование генеративной сферы растения. В итоге формируются соцветия – сложные колосья. Посевы *D. villosum* проводили в разные сроки, начиная с мая месяца и кончая октябрём, благодаря чему длительность первого периода вегетации до наступления холодов колебалась от 0 при позднем посеве (2006 г.) до 170 дней. За это время с посевов отбиралось не менее 4 – 6 проб. Пробы по 10 – 20 растений подвергали полному морфофизиологическому анализу. Составляли структурные схемы. В первый период вегетации формируются в полевых популяциях довольно сложные и разнообразные по структуре растения. На следующий год в конце мая, растения дазипирума мохнатого выколашиваются, а в конце июля созревают).

Параллельно с посевами *D. villosum* проводили посевы *T. boeoticum* и *T. monocossum*, наблюдения те же. Материал получали также из ВИРа.

Первый сопоставимый посев *D. villosum* и *T. boeoticum*, был произведен по получении первой партии колосьев исследуемых форм, в конце мая 1994 г. Структурный анализ растений провели на 30 и 60 день вегетации (рис. 5.1).

Анализ растений типичный для морфогенетического исследования сравниваемых видов. У растений пробы определяли число побегов кущения. На каждом побеге растения подсчитывали общее число листьев. Учитывали количество пазушных почек на побегах, определяли их состояние. Препарировали конусы нарастания главных побегов, измеряли их размеры, определяли этап

органогенеза. Учитывали общее число фитомеров на зачаточном главном побеге (вегетативных и генеративных). С наступлением генеративной фазы развития просматривали зачаточные колосья, учитывали особенности дифференциации колосков.

Рис. 5.1. Структура растений *D. villosum* и *T. boeoticum* при весеннем посеве. 1994 г.

А. – обозначения элементов фитомеров: 1 – воротничковый примордий; 2 – колпачковый примордий; 3 – развернутый лист; 4 – coleoptile, предлист; 5 – побег кущения; 6 – растущая почка; 7 – зрелая почка; 8 – незрелая почка; 10 – недифференцированный бугорок почки; 11 – инсерционные диски, узлы и междоузлия; 12 – генеративная почка побега; 13 – конус нарастания

К 30 дню вегетации в посеве 1994 г. у растений сравниваемых видов сформировались довольно сложные, но сопоставимые по структуре растения. На главных побегах к этому времени развернулось по 5 листьев, сформировалось по 11 вегетативных фитомеров. Пазушные почки нижних 5-6 метамеров главного побега очень быстро прошли все этапы внутрипочечного развития. Почки трех нижних метамеров развернулись в побеги II порядка. Процесс развития пазушных почек на побегах II порядка так же интенсивен, как и на главном.

К 60 дню вегетации метамерная структура растений у сравниваемых видов еще более усложнилась: на главных побегах дополнительно развернулись в листья листовые примордии 4-5 вегетативных фитомеров, отчленилось еще 2-4 вегетативных фитомера. У *T. boeoticum* сформировалась более сложная, чем у *D. villosum*, метамерная структура, но интенсивность формирования

структуры растений у сравниваемых озимых по типу развития растений в нетипичных для видов условиях весеннего посева однопорядковая.

Активное изучение морфогенеза сравниваемых видов продолжилось с 2004г. после получения из ВИРа новой партии семенного материала. На рис. 5.2 представлен структурный анализ растений дазипирума и однозернянки культурной на начальных этапах вегетации (фенофазы 1–2-х развернутых листьев). У дазипирума мохнатого на 10 день вегетации в открытой почке побега (Б) дополнительно сформировалось 2 новых фитомера. Пазушных почек не было обнаружено (А). К 20 дню разворачиваются еще 2 листа, формируется 4 пазушных почки и 6-й фитомер.

Рис. 5.2. Структура растений *D. villosum* и *T. monocosum* в первые дни вегетации (фенофазы – один и два развернутых листа); опыт 2004 г. А – метамерная схема растений; Б – структура открытой почки растения; цифры номера фитомеров. Условные обозначения: I. примордий фитомера в фазе валика; II. примордий фитомера в фазе колпачка; III. примордий фитомера развернулся в лист, сформировалась почка

Культурная однозернянка форма яровая, темп развития у этой формы намного быстрее, чем у дазипирума. На 7 день вегетации метамерная структура растений была такая же, как у дазипирума на 10 день. К 20 дню у однозернянки культурной заложилось еще 6 метамеров. Конус нарастания вытянулся, а это свидетельствует о начале перехода растений в генеративную фазу развития. Но, как и у дазипирума на 4 нижних фитомерах сформировались пазушные почки.

Наблюдения за разворачиванием пазушных почек и формированием вегетативной сферы у растений дазипирума мохнатого и однозернянки культурной в течение онтогенеза представлены на рис. 5.3 и 5.4. У дазипирума мохнатого это данные опыта 2006/2007 гг. Наблюдения велись поэтапно с II-III и по VII этап органогенеза. Осень 2006 года была такова, что

сентябрьский посев дазипирума мохнатого ушел в зиму в фазе наклюнувшихся зерновок и все развитие растений дазипирума прошло во второй период вегетации по типу яровой формы. У однозернянки культурной на рис. 5.4 представлены данные посева 2004 г.

Рис. 5.3. Варьирование структуры растений *D. villosum* в каждой из проб в полевой популяции опыта 2006/2007гг. Цифры – число листьев на главном побеге

Рис. 5.4. Динамика формирования вегетативной сферы *T. topososmit*. 2004 г.

Цифра у побега показывает, у скольких растений из 100 отмечен данный побег, а цифра в скобках – сколько из них засыхает

На рисунках сравниваются особенности разворачивания листьев на главном побеге со II и по VII этап органогенеза. Темпы разворачивания листьев у сравниваемых форм сопоставимы. Сопоставима и интенсивность разворачивания пазушных почек в побеги.

У сравниваемых видов, и пшеницы, и дазипирума, на главных побегах в листья разворачиваются листовые примордии 7-10 и редко 12-14 фитомеров. Приводим эти данные чтобы показать, что у пшениц подрода *Boeoticum* побегообразование больше напоминает этот процесс у дазипирума мохнатого, чем у пшениц подрода *Triticum*. В табл. 5.1 представлены данные формирования структуры растений *D. villosum* в первый период вегетации.

Обращают на себя внимание следующие особенности морфогенеза растений *D. villosum*: многообразие морфотипов растений в пробах от одно-побеговых растений с небольшим числом листьев на главном побеге до очень кустистых с растянутыми междоузлиями уже на вегетативной фазе развития с большим числом развернувшихся листьев. Растения *D. villosum* отличаются от сравниваемых видов пшениц и размерами конусов нарастания на вегетативной фазе развития – у части морфотипов дазипирума они очень большие с большим числом валиков.

У растений дазипирума мохнатого на зачаточном главном побеге формируется, вне зависимости от длины первого периода вегетации, у части морфотипов 7 – 9 вегетативных фитомеров, как и у *T. monosocum*, и лишь у некоторых морфотипов – 14 фитомеров, как у *T. boeoticum*, хотя по образу жизни дазипирум мохнатый форма озимая.

Таблица 5.1. Усложнение структуры растений *D. villosum* в процессе вегетации. 2009 г.

27.VI – 19 дней	27.VII – 47 дней	3.IX – 88 дней	7.IX – 91 день
0,2мм 	0,5мм 	0,5мм 0,8мм 	1,0мм

Посев 8 июня: а.б.в – морфотипы в пределах проб; X – листья засохли. В каждой пробе растения с наименее сложной метамерной структурой отмечены буквой а; растения с наиболее сложной метамерной структурой и с нерастянутыми междоузлиями – буквой б, а растения с наиболее сложной метамерной структурой и с растянутыми междоузлиями – буквой в

В формировании вегетативной сферы растений у сравниваемых видов обнаружено много общего, но есть и отличия. Исследования показали, в формировании побеговой системы растения *D. villosum* гораздо большую роль, чем у пшеницы, играют пазушные почки, как главного побега, так и побегов кущения. Особенностью морфогенеза дазипирума мохнатого является то, что пазушные почки формируются на всех фитомерах вегетативной зоны главного побега. И у интенсивно растущих экземпляров, все почки, как главного так и побегов кущения, довольно легко разворачиваются в побеги. У растений таких морфотипов может образоваться до 60 побегов. Важно отметить, что у растений *T. boeoticum* отмечается тот же тип формирования вегетативных пазушных почек

У *D. villosum* способность почек разворачиваться в побеги сохраняется и на генеративной фазе развития растений, то есть в течение всего вегетационного периода. В урожае у созревших растений может быть до 13 зеленых, не созревших побегов. Это побеги развернувшиеся из пазушных почек уже на генеративной фазе развития. Также способность пазушных почек разворачиваться в побеги и на генеративной фазе развития отмечается, хотя и в меньшей степени, и у растений *T. топососсит* (табл. 5.2, 5.3).

Таблица 5.2. Анализ растений *D. villosum* урожая 2006/7 гг.

Общее число побегов в кусте	15	13	13	13	12	12	11	10	9	9	9	8	7	7	7	7
Число созревших побегов (колосьев)	7	8	7	9	7	6	6	5	5	5	4	4	4	3	4	3
Число зеленых побегов (колосьев)	8	5	6	4	5	6	5	5	4	4	5	4	3	4	3	4

Таблица 5.3. Анализ растений *T. топососсит* урожая 2007 г.

Общее число побегов в кусте	3	4	5	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5
Число созревших побегов (колосьев)	3	3	3	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1
Число зеленых побегов (колосьев)	0	1	2	0	1	2	3	4	0	1	2	3	4
Число растений одного типа	8	8	8	13	60	2	7	2	22	66	27	5	1

проба 12 мая 2006 г.

проба 27 мая 2006 г.

Рис. 5.5. Метамерная структура *T. boeoticum* на генеративной фазе развития. Посев 18 сентября 2005 г.

На второй год вегетации, после прохождения стадии яровизации, наступает генеративная фаза развития. С момента возобновления вегетации на зачаточном главном побеге начинается формирование генеративной зоны. Процесс формирования генеративной зоны зачаточного главного побега у *D. villosum* такой же, как и у сравниваемых пшениц (рис. 5.5, 5.6).

Рис. 5.6. Формирование структуры растений *D. villosum* в шести весенних пробах 2007 г.

А – метамерная структура растений ; Б, В, Г – этапы дифференциации колоска колоса. Цифры – номера сформированных в открытой почке фитомеров

Растения *T. boeoticum* в наших посевах зимою погибали. Созревших растений этого вида мы получали очень немного. Поэтому основной акцент сопоставлений формирования генеративных сфер растений сравниваемых видов падает на яровую форму *T. monosocum*.

Особенностью сравниваемых видов является то, что и у дазипирума мохнатого и у диплоидных видов пшеницы в репродуктивной зоне побега формируется большое количество генеративных фитомеров (до 28) и закладывается большое количество колосковых бугорков. В целом формируется зачаточный сложный колос. Наблюдения морфогенеза колосков у *D. villosum* показало, что на ранних этапах развития это первичный многоцветковый колосок современных злаков (рис. 5.7).

Проба 5 мая							
Длина колосьев на V этапе органогенеза (мм)	Ранжированный ряд						
	7,0	4,3	3,5	3,0	2,5	2,2	2,0
Проба 13 мая							
Длина колосьев на VII этапе органогенеза (см)	Ранжированный ряд						
	6,7	5,5	5,0	4,5	4,2	3,5	2,5
Число заложённых колосков на левой и правой стороне колоса	Ранжированный ряд						
	14/13	13/13	12/11	11/11	10/10	9/8	8/8

Рис. 5.7. Развитие колоска *D. villosum* на V и VII этапах органогенеза
кч – зачаток колосковой чешуи; 1ц – 3ц – зачатки цветков колоска

Процесс формирования цветковых бугорков в колоске у дазипирума мохнатого аналогичен формированию структур в колоске у сравниваемых видов пшеницы и в частности у *T. monosocum* (рис. 5.8).

Рис.5.8 Формирование верхушечного колоска у *T. monospermum*

На ранних этапах развития в колоске колоса *D. villosum* закладывается не менее 4-5 цветковых бугорков. Анализ большого количества созревших колосьев показал: у 40% колосков полностью развиваются и формируют зерновки только два нижних цветка; у 37% колосков полностью развиваются и формируют зерновки три цветка; у 60 колосков (из 1000 проанализированных) полностью сформировалось по 4 цветка и по 4 зерновки (табл. 5.4). Созревшие колосья *D. villosum* достаточно, продуктивные, зерновки крупные.

Таблица 5.4. Структура и продуктивность колосков колосьев. *D. Villosum*

В колоске сформировалось цветков		Четыре цветка		Три цветка				Два цветка	Колосок стерилен
Цветки в колоске	4-й	3	3						
	3-й	3	3	3	3	-	3		
	2-й	3	-	3	3	3	-		
	1-й	3	3	3	-	-	-		
Число колосков		2 к.	4 к.	133	51	160	15	392	190
Процент от 947 колосков (100%)		0.21	0.42	14.1	5.4	16.9	1.6	41.3	20.1

Условные обозначения: цветки фертильные (сформировались зерновки) – “3”; цветки стерильные - черточка

Иной тип формирования цветков и зерновок у однозернянки культурной. Особенностью морфогенеза у однозернянки культурной является то, что с V-го по VII этапы органогенеза в колосках колоса происходит значительная редукция зачатков цветков. Полностью развиваются в каждом колоске колоса лишь два нижних цветка. Причем один из них, как правило, фертилен, а второй стерилен. В результате в колоске, как правило, формируется одна зерновка (табл. 5.5).

Анализ морфогенеза гексаплоидных видов пшениц, также как и при анализе других видов, показывает, что видоспецифические черты морфогенеза проявляются и при формировании зачаточного главного побега растений и особенно при разворачивании элементов фитомеров зачаточного главного побега в функционирующие органы.

Таблица 5.5. Анализ колосков в созревших колосьях *T. топососсит*

Характеристика колосков	Колосок недоразвит	Колосок стерилен	В колоске сформировалась одна зерновка	В колоске сформировалось две зерновки
Число колосков	36	48	363	36
Процент от 483 колосков (100%)	7,5	10,0	75,0	7,5

Завершается органогенез зачаточного колоса и у всех пшениц, и дазипирума мохнатого формированием верхушечного колоска. Появление на зачаточном побеге растения зоны верхушечного колоска свидетельствует о том, что апикальная меристема побега завершает свой цикл развития.

У дазипирума мохнатого отмечена особенность: верхушечный колосок недоразвивается. По-видимому, это свидетельствует о катастрофически быстром завершении цикла развития апикальной меристемы главного побега. Недоразвивается верхушечный колосок и у однозернянок дикой и культурной (рис.5.9). Факт недоразвития верхушечного колоска у *T. топососсит* был отмечен в наших ранних исследованиях (Мурашев, Куперман, 1976; с.86-89). Особенности формирования верхушечного колоска у второго диплоида – *T. boeoticum* представлены в разделе 6. Верхушечный колосок и у этого вида недоразвивается. Общий тип недоразвития верхушечного колоска у *D. villosum* и у диплоидных видов подрода *Boeoticum* свидетельствует о их близком родстве.

Рис. 5.9. Сравнение этапов развития верхушечных колосков в колосьях *D. villosum* и *T. Мопососсит*
 БК – верхушечный колосок; К – верхние колоски колоса;
 кч – колосковые чешуи колоска; ц – цветки колоска

Анализ морфогенеза дикорастущего вида *D. villosum* и диплоидов подрода *Boeoticum* (*T. boeoticum* и *T. monosocum*) обнаружил в морфогенезе этих видов пшеницы достаточно много черт, свойственных морфогенезу дазипирума мохнатого и слабо выраженных у видов пшеницы подрода *Triticum*.

При большом разнообразии структур побегов у *D. villosum* сходным у сравниваемых видов при формировании вегетативной сферы растений является: 1- общий тип формирования фитомеров вегетативной зоны зачаточного главного побега; 2 – общий тип разветвления на главном побеге листовых примордиев фитомеров функционирующие листья; 3 – интенсивное формирование на всех фитомерах вегетативной зоны главного побега зрелых пазушных почек и способность почек разветвляться в побеги кущения в течение длительного периода онтогенеза (вплоть до колошения).

Структура взрослых побегов у растений *D. villosum* многообразна. Это и побеги типа “пшеницы”, как у *T. monosocum*, а также с растянутыми междоузлиями уже на вегетативной фазе развития, а на репродуктивной фазе «отбегающие», с укореняющимися нижними узлами.

Даже самый общий разбор, различий морфотипов в полевых популяциях дазипирума мохнатого, и по структуре растений и по способности к побегообразованию, показывает насколько сложнее регуляторные механизмы формирования габитуса растений у вида *D. villosum*, чем у *T. monosocum*.

При формировании репродуктивной сферы растения у сравниваемых видов также обнаружено много общих черт. Это, прежде всего, интенсивное и очень быстрое формирование генеративных фитомеров. У диплоидов подрода *Boeoticum* формируется самое большое среди всех пшениц число колосков в колосе. То же наблюдается и у дазипирума мохнатого. У этих видов тот же тип, что и у дазипирума мохнатого, ускоренного завершения функционирования апикальной меристемы главного и любого побега растения – недоразвитие верхушечного колоска.

Все эти факты свидетельствуют о близком родстве сравниваемых видов и, по-видимому, *D. villosum* мог быть донором генома A^b пшеницы.

Первые итоги нашего сравнительного анализа морфогенеза *D. villosum* и видов пшеницы секции *Monosocum* (*T. boeoticum* и *T. monosocum*) в условиях Подмосковья нашли отражение в монографии «Пшеница и ее дикие сородичи» (Мурашев, Морозова. 2013; с. 148 и Мурашев, Морозова, 2015; с. 99).

6. Сопоставление морфогенеза видов *T. boeoticum* (L.) Bois (геном A^b) и *Ae. speltoides* Tausch. (геном G)

Род *Triticum* включает геномы A^u, A^b, B, D, G. Из них собственно пшеничными являются геномы A^u и A^b. Донором генома A^u считается предок *T. urartu*, а генома A^b – *T. boeoticum*. Донорами геномов B, D, G считают род *Aegilops* L. Исследования генетиков показали, что донором генома B явился предположительно – *Ae. longissima*, генома D – *Ae. tauschii* и генома G – *Ae. speltoides*.

Исследование биологии и морфогенеза растений родичей пшеницы, как и их геномных связей, чрезвычайно важно для установления эволюционного пути становления культурных форм рода *Triticum*.

Исследование по теме «Сопоставление структурной организации растений видов рода *Triticum* и доноров геномов B, D, G видов рода *Aegilops*» были начаты в лаборатории биологии развития растений МГУ в 1994 году и продолжаются до сих пор. Целью многолетнего морфогенетического исследования-сопоставления особенностей морфогенеза пшеницы и ее сородичей это – установление степени влияния или наследования особенностей морфогенеза доноров геномов B, D, G на морфогенез полиплоидных видов пшеницы.

В первом сообщении по исследованию видов подрода *Boeoticum* (раздел 5) разбирался вопрос о родстве диплоидных пшениц *T. boeoticum* (L.) Boiss. и *T. monococcum* L. и дикорастущего вида *D. villosum* (L.) Candargy – носителей генома A^b. Разбор особенностей морфогенеза диплоидных видов *T. boeoticum*, *T. monococcum* и *D. villosum* позволяют согласиться с мнением Л. В. Семеновой (1987, 1996), что дазипирум мохнатый мог быть донором генома A^b пшениц подрода *Boeoticum*. Вид *T. boeoticum*, один из двух первичных видов рода *Triticum*, гибридизация которого с *Ae. speltoides* секции *Sitopsis* привела к формированию полиплоидных видов подрода *Boeoticum*: *T. araraticum* Jakubz., *T. timopheevii* (Zhuk) Zhuk., *T. militinae* Zhuk. et Migusch., (геномы A^b G, 2n = 28); *T. zhukovsky* Menabde et Ericzjan (геномы A^b A^b G, 2n = 42); и *T. kihare* Dorof. et Migusch. (геном A^b G D, 2n = 42).

В данном исследовании представлен фактический материал по морфогенезу основного диплоидного вида подрода *Boeoticum* – *T. boeoticum* – озимой формы – и полуяровой формы вида *Ae. speltoides* – потомков доноров геномов A^b и G всех полиплоидных видов пшеницы подрода *Boeoticum* рода *Triticum*.

Методика анализа растений во всех опытных посевах во все годы исследования была одинаковой. С момента появления всходов периодически, по возможности поэтапно, отбиралось по 10-20 особей и проводился на основе концепции фитомера как основной структурной единицы, составляющей

тело высших растений, полный морфофизиологический и структурный анализ. Весь комплекс морфогенетических наблюдений позволяет выявить особенности структурной организации исследуемой формы и в какой-то мере и специфику регуляторных механизмов.

Рис. 6.1. Формирование метамерной структуры растений полуозимой формы *Ae. speltoides* и озимой формы *T. boeoticum* при весеннем посеве в 1994 г.

Обозначения элементов фитомеров: 1 – узлы и междоузлия побегов (трансформация инсерционных дисков); 2 – колеоптиле; 3 – листовые примордии разернуты в листья; 4 – листовые римордии в форме колпачка; 5 – листовое примордии в форме валика; 6 – закрытая пазушная почка; 7 – конусы нарастания на вегетативной и генеративной фазах развития (III и IVэтапы); 8 – открытая почка побега

Сопоставление показывает: у однозернянки беотийской процесс усложнения структурной организации более быстрый, чем у коленницы (рис. 6.1). У пшеницы на главном побеге к 30-му дню заложилось 11 фитомеров, а у коленницы только 9 фитомеров. Пазушные почки отмечены у пшеницы у

2 – 6 фитомеров, а у коленницы – у 2 – 5 фитомеров. В побеги развернулись у пшеницы почки трех нижних фитомеров, а у коленницы только двух.

На побегах кущения и у пшеницы и у коленницы заложилось по 7-6 фитомеров и по две или по три пазушных почек. В листья развернулись на главных побегах у пшеницы листовые примордии 5-ти фитомеров, а у коленницы – 4-х. У пшеницы в данном посеве процессы формирования метамерной структуры растения протекали несколько быстрее, чем у коленницы.

К 60-му дню вегетации метамерная структура сравниваемых форм значительно усложнилась. Но, так как сравниваемые формы различаются по типу развития, то и усложнение метамерной структуры было различным. Однозернянка беотийская оставалась на вегетативной фазе развития и у этого вида продолжалось метамерное усложнение вегетативной сферы растения. На главном побеге за это время сформировалось еще по 2 – 4 вегетативных фитомера. Пазушные почки отмечены на 10 метамерах главного побега. В побеги развернулись за это время почки 6, 7, и 8 метамеров. Метамерная структура побегов кущения чрезвычайно усложнилась – появляются побеги III и IV порядка и большое количество пазушных почек следующих порядков. Конус нарастания главного побега остается на вегетативной фазе развития.

У *Ae. speltoides* также происходит усложнение метамерной структуры не только вегетативной, но и генеративной сферы растения. На главном побеге развертываются в листья листовые примордии 4, 5 и 6-го фитомеров, а почки этих фитомеров развертываются в побеги. Растения коленницы к этому времени перешли в генеративную фазу развития. Все конусы нарастания побегов растения формируют генеративные сферы – зачаточные колосья.

К 24 ноября (третья проба) у растений *T. boeoticum* сформировалась очень сложная дернина, в которой часть побегов начинает отмирать. Растения перешли в генеративную фазу развития. Конусы нарастания вытянулись, начинают формироваться колосковые бугорки сложного колоса. Наступил IV этап органогенеза. У растений коленницы усложнения структуры вегетативной сферы не наблюдалось. Активно усложнялась генеративная сфера побегов – колосья полностью сформировались и выколосились.

Сопоставление поведения растений сравниваемых видов показало:

1 – тип развития растений вида определяет число вегетативных фитомеров на зачаточном главном побеге. У озимых растений однозернянки беотийской сформировалось на главном побеге 15 фитомеров, а у полуозимых растений эгилопса только 9.

2 – процесс формирования пазушных почек у сравниваемых видов в посеве 1994 года был однотипен – интенсивное формирование почек на всех фитомерах главного побега и их быстрое развертывание в побеги.

3 – ритмика морфогенеза – процесс видоспецифический. У однозернянки беотийской однотипные морфогенетические процессы на ранних этапах развития протекали быстрее, чем у коленницы (*Ae. speltoides*). Полная картина становления метамерной структуры растения однозернянки беотийской в онтогенезе прослежена при осеннем посеве 2005 года (рис. 6.2). До ухода в зиму было взято три пробы – 4.IX, 11.X, 15.XI.

В пробе на 12 день вегетации листовые примордии трех фитомеров зародышевой почечки развернулись в листья, в открытой почке главного побега сформировалось еще 4 фитомера. У четырех нижних фитомеров сформировались пазушные почки. В пробе на 48 день вегетации у растений отмечено уже 11 вегетативных фитомеров, в листья развернулись листовые примордии 4-го и 5-го фитомеров, а почки двух нижних фитомеров развернулись в побеги. В пробе 15 ноября растения оставались на вегетативной фазе развития. Общее число вегетативных фитомеров главного побега растений осталось прежним – 11. Дополнительно развернулись в побеги одна почка главного побега и две почки побегов кущения.

После зимы в 2006 г. первая проба была взята 12 мая (рис. 6.2). К этому времени благополучно перезимовавшие растения перешли в генеративную фазу развития. За весенний период с момента возобновления вегетации и до 12 мая метамерная структура вегетативной сферы растения заметно усложнилась. К концу мая завершилось формирование колосков сложного колоса.

В разделе III рис. 6.2 представлены фотографии и схемы зачаточных колосьев *T. boeoticum* на V и VII этапах органогенеза. И фотографии и схемы свидетельствуют – верхушечный колосок у этого вида недоразвивается.

Многолетние посевы сравниваемых видов выявили: у видов *T. boeoticum* и *T. monosocum* процессы формирования зачаточных колосьев проходят сходно с дикорастущим видом *D. villosum*.

Префлоральному органогенезу у однозернянок, и беотийской и культурной, характерна такая же, как у *D. villosum*, высокая интенсивность, что приводит к формированию наибольшего по сравнению с другими видами пшениц числа генеративных фитомеров, а, следовательно, и колосковых булбов. Другая особенность формирования зачаточного сложного колоса, отмечаемая только у этих двух диплоидных видов – недоразвитие верхушечного колоска, тоже как и у дазипирума (рис. 6.2, III).

На рисунке 6.3 представлены схемы формирования структурной организации растений *Ae. speltoides* двух посевов: осеннего – посев 5 июля 2005 года и весеннего – посев 5 мая 2008 года. Осенью 2005 года пробы были взяты дважды – 18.VIII и 30. IX. К первой пробе на 48 день вегетации у растений уже сформировалась достаточно сложная метамерная структура растений: на главном побеге к трем фитомерам зародышевой почечки прибавилось еще 8 вегетативных фитомеров (4-й – 11-й), в листья развернулись листовые примордии 5-ти нижних фитомеров, а в побеги – почки 2-х нижних фитомеров. Усложнение метамерной структуры растений продолжалось до конца осенней вегетации (проба 30.IX -2005). После зимнего периода у растений сохранилась достаточно сложная структура вегетативной сферы. За

ранневесенний период вегетации растения перешли в генеративную фазу развития.

T. boeoticum

I. Посев 24.VII 2005_г

II. весна-лето 2006_г

III.

Рис. 6.2. Этапы формирования структурной организации растений *T. boeoticum* на вегетативной (I) и генеративной (II) фазах онтогенеза. Состояние верхушечного колоска колоса у *T. boeoticum* (III)

В пробе 27 мая у растений отмечен активный процесс формирования генеративной сферы растений. На главных побегах растений уже сформировались зачаточные колосья (V этап органогенеза), на побегах кущения закладываются генеративные фитомеры (IV этап органогенеза). Верхушечный колосок колоса плодovitый. Зерновка срастается с цветковыми чешуями колосков. У созревших растений сформировались длинные линейные колосья. Их длина варьирует от 9 до 15 см, а число колосков в колосе – от 10 до 16. Как и у *T. boeoticum*, ростовые и морфогенетические процессы формирования у *Ae. speltoides* очень активны.

Ae. speltoides

2005-2006 гг. Посев 5.VII-2005 г.

2008 г. ПОСЕВ 5 мая. ПРОБА 28 августа - 115 дней
начало выколашивания

Образец К - 443.

Многопобеговые сложные растения-от 12-ти до 26-ти побегов. Колосья длинные -9-10 см, 12-14 колосков. Ости на всех колосках. Верхушечный колосок хорошо развит.

Образец К - 1596.

В кусте, как и у образца 443, до 20-ти побегов. Колосья длинные, рыхлые до 15 см длины, колосков 10-12. Ости только на верхушечном колоске.

Рис. 6.3. Этапы формирования структурной организации растений *Ae. speltooides* в посеве 2005/2006 г и структура растений в период колошения в весеннем посеве 2008 г.
1 – побег выколосился; 2 – междоузлия растянуты

И у однозернянки (*T. monosocum*), и у коленницы (*Ae. speltooides*) в посевах 2005/6 гг. сформировалось достаточно много многопобеговых растений. Но по структуре побегов созревших растений сравниваемые виды различались. У однозернянки беотийской все побеги таких сложных кустов имели одинаковое строение – «типа пшеницы». Такие побеги характеризуются наличием группы базальных тесно сближенных узлов, за укороченной базальной частью следует соломина с ярко выраженной градацией размеров междоузлий. В посевах коленницы сформировались растения с 10-ю – 20-ю побегами. Строение побегов таких растений очень многообразно. Отмечаются сложные растения по строению побегов напоминающие пшеницу. У других – соотношение междоузлий у главного побега такое же, как у пшеницы, а базальные междоузлия у побегов кущения растянуты. Есть растения с полегшими побегами.

В летнем посеве 2008 года пробы растений были взяты дважды – 27 мая и в конце августа, при созревании растений. В посеве 2008 г. анализировали морфогенез двух образцов *Ae. speltooides* – К-1596 из Индии и К- 443, место сбора неизвестно. В урожае того и другого образцов сформировалось достаточно много кустистых и сложных по строению побегов растений. На рис. 6.3 представлены схемы двух морфотипов в урожае летнего посева 2008 года. У морфотипа 1 строение всех побегов куста по типу «пшеница». А морфотип 2 – это растения с полегшими побегами и растянутыми междоузлиями. Многообразие типов растений в посевах *Ae. speltooides* свидетельствует о сложности у этого вида регуляторных процессов формирования структуры растений.

Сопоставление в посевах у растений диплоидных видов пшеницы и коленницы формирования метамерной структуры показало: – архитектурная модель формирования растений у *Ae. speltooides* та же, что и в роде *Triticum* – ведущая роль (и структурная, и регуляторная) за апикальной меристемой «первичного» или главного побега.

В формировании вегетативной сферы растений у сравниваемых видов обнаружено много общего. Процесс заложения вегетативных почек также однотипен. Пазушные почки интенсивно формировались на всех вегетативных фитомерах главных побегов, быстро достигли этапа зрелых и сразу же становились способны разворачиваться в побеги. На побегах кущения почки также легко разворачиваться в побеги следующих порядков. Структура взрослых побегов у *Ae. speltooides* более сложная и более разнообразная, чем у *T. boeoticum*, а это свидетельствует, что регуляторные процессы формирования структуры вегетативной сферы растений видоспецифичны.

Интенсивность формирования фитомеров генеративной зоны зачаточного главного побега у коленницы такая же, как и у растений сравниваемой диплоидной пшеницы, но завершается процесс более гармонично, чем у однозернянок – формированием продуктивного верхушечного колоска.

В заключение хотелось бы отметить, что проблема использования в систематических построениях архитектурных моделей сравниваемых форм очень важна. Сопоставление этапов формирования структурной организации растений сравниваемых видов позволяет определить степень их сходства и различий. По структуре созревших растений возможно определить и особенности их регуляторных процессов.

7. Морфогенез полиплоидных видов пшеницы подрода *Boeoticum* Migusch. et Dorof. Степень влияния геномов A^b и G

Знание происхождения генома и плазмона пшеницы необходимо как для изучения путей эволюции рода *Triticum*, так и для решения многих теоретических проблем генетики, морфологии и практических проблем сельского хозяйства.

Целью многолетнего морфогенетического исследования-сопоставления особенностей морфогенеза пшеницы и ее сородичей в лаборатории биологии развития растений МГУ – установление *сравнительно-морфологическими методами* степени влияния особенностей морфогенеза доноров геномов A^b , B, D, G на морфогенез полиплоидных видов пшеницы подрода *Boeoticum*

В разделе 5 разбирался вопрос о родстве диплоидных пшениц *T. boeoticum*, *T. monococcum* и *Dasypyrum villosum* – носителей генома A^b . В разделе 6 представлен материал по морфогенезу диплоидных видов *T. boeoticum* и *Ae. speltoides* – потомков основоположников полиплоидных видов пшеницы подрода *Boeoticum*. В данном разделе делается попытка установить степень влияния геномов A^b и G и особенно плазмона *Ae. speltoides* на морфогенез и структуру созревших растений полиплоидных видов подрода *Boeoticum*.

Методика анализа растений во всех опытных посевах 2004-2010 гг. была одинаковой. С момента появления всходов у всех посеянных видов одновременно периодически, отбиралось по 10-20 особей и проводился на основе концепции фитомера, как основной структурной единицы, составляющей тело высших растений, полный морфофизиологический и структурный анализ растений. Весь комплекс морфогенетических наблюдений позволяет выявить особенности структурной организации исследуемых форм и, в какой-то мере, специфику регуляторных механизмов.

Для анализа фактического материала и понимания особенностей формирования структурной организации сравниваемых видов использовали наши представления, полученные в результате многолетних исследований, о закономерностях формирования побегового тела у пшеницы. (Изложены в разделе 1 и публикациях: Морозова, 1986; Морозова, Мурашев, 2009).

В подроде *Boeoticum* 9 видов пшеницы. Три вида диплоидные, остальные шесть полиплоиды. Многие из них относятся к группе редких. Поэтому в методической части приводим систему подрода *Boeoticum*, принятую в ВИРе (К Ф. 1979; с. 17).

Подрод II. Subgen. *Boeoticum* Migusch. et Dorof. 1978.

$2n = 14, 28, 42$. Геномные формулы – A^bA^b , $A^bA^bA^bA^bGG$, A^bA^bGGDD . Sect. 4, 5, 6 Т и п : *T. boeoticum* Boiss.

Геогр. распр. Балканский полуостров, Закавказье, Израиль, Иордания, Иран, Сирия, Турция.

Видовой состав:

Sect. 4. *Monococcon* Dum. 1823.

1. *T. boeoticum* Boiss. (2n=14, A^b) – однозернянка беотийская
2. *T. monococcum* L. (2n=14, A^b) – однозернянка культурная
3. *T. sinskajae* A. Filat. et Kurk., (2n=14, A^b) – голозерный диплоид

Дикий вид – *T. boeoticum* – однозернянка беотийская. Возникшая из нее культурная однозернянка *T. monococcum* – утратила спонтанную ломкость колоса и очень трудный вымолот зерна. Кульминацией филогенетического развития секции *Monococcon* стало появление естественного мутанта *T. sinskajae*. Он является легкообмолачиваемым аналогом *T. monococcum*.

Sect. 5. *Timopheevii* A. Filat. et Dorof. 1978.

4. *T. araraticum* Jakubz., (2n=28, A^bG) –
5. *T. timopheevii* (Zhuk.) Zhuk., (2n=28, A^bG) – полба
6. *T. zhukovskyi* Menabde et Ericzjan, (2n=42, A^b A^b G) – полба
7. *T. timococcum* Kost. (2n=42, A^bA^bG) – полба
8. *T. militinae* Zhuk. et Migusch. (2n= 28, A^bG) – голозерный тетраплоид

В секции *Timopheevii* процесс одомашнивания шел от дикой полбы *T. araraticum* к культурной полбе *T. timopheevii*. В секцию *Timopheevii* в последнее время введены два вида: *T. zhukovskyi* (2n = 42, A^bA^bG) – аллогексаплоид – результат спонтанной гибридизации в популяции Зандури (*T. monococcum* и *T. timopheevii*) и искусственно созданный болгарским генетиком Д. Костовым в 1940 г. гексаплоид *T. timococcum* (2n = 42, A^bA^bG). Филогенетический ход развития этой секции увенчался появлением в наши дни голозерного аналога *T. timopheevii*, которому дано наименование *T. militinae*.

Sect. 6. *Kiharae* Dorof. et Migusch.

9. *T. kiharae* Dorof. et Migusch., (2n=42, A^bG D) – спельта

Секция *Kiharae* включает лишь один вид, который синтезирован в лабораторных условиях. Этот вид *T. kiharae* выделен в ВИРе В. Ф. Дорофеевым и Э. Ф. Мигушовой (1977) из амфидиплоида *T. timopheevii* x *Ae. tauschii* синтезированного в Японии. *T. kiharae* является гомологом *T. spelta*. Он в своем генотипе имеет все гены иммунитета, характерные для *T. timopheevii*.

Характеристики секций и видов почерпнуты из монографий ВИРа: Культурная флора СССР, 1979; Пшеницы мира, 1987. В работе авторов 2009 г. (стр. 173-206) представлен в форме таблиц атласа морфогенез всех видов подрода *Boeoticum*.

В монографиях ВИРа утверждается: «...на современном этапе развития филогенетических знаний о пшенице следует признать аллотетраплоидную природу видов секции *Timopheevii*, произошедших при гибридизационном объединении геномов *T. boeoticum* и *Ae. speltoides*» (Культурная флора, 1979; с. 29). Хлоропластный геном внесен с ядром *Ae. speltoides*. Очаг происхождения первичного амфидиплоида секции *Timopheevii* – Северный Ирак и прилегающие к нему территории Ирана и Турции

В данном разделе анализировали морфогенез только яровых форм. Морфогенез озимой формы *T. boeoticum* представлен в предшествующих разделах. А растения озимого вида *T. araraticum* в наших посевах после зимнего периода, как правило, погибали.

Для экономии объема раздела каждому из видов присвоили номер. В таблицах и на рисунках виды часто представлены под номерами.

Зародышевая почка зерновки пшеницы (как и других злаков) – это функционально эмбриональная фаза первичного или главного побега вегетирующего растения. Ее емкость, как правило, три фитомера. С момента набухания зерновки в зародышевой почке начинают отчленяться четвертый и последующие вегетативные фитомеры. Как показывают наблюдения, этот процесс у растений пшеницы обычно длится от 12 до 20 дней. В последующие дни вегетации, до перехода в генеративную фазу, в апикальной меристеме главного побега происходят лишь физиологические процессы, определяющие переход растения в генеративную фазу.

Таблица 7.1. А. Метамерная структура зачаточного главного побега у видов. Б. Длительность функционирования апикальной меристемы главного побега от посева до отмирания

В И Д Ы	А			Б		
	Число фитомеров			Длительность в днях		
	вегетатив- ной зоны	генеративной зоны		Вегетатив- ная фаза	Генератив- ная фаза	посев –от- мирание
2. <i>T. monococcum</i>	7 -10*	16 -21*	17,7	26	7	33
5. <i>T. timopheevii</i>	7 – 8	11 – 15	13,3	28	6	34
6. <i>T. zhukovskyi</i>	7 -10	10 -16	12,4	30	6	36
7. <i>T. timococcum</i>	7 – 8	14 -17	16,0	33	8	41
8. <i>T. militinae</i>	7 – 8	12 -16	13,5	27	7	34
9. <i>T. kiharae</i>	7 – 8	8 -11	10,3	24	7	31

* лимиты; ** средняя величина

Таблица 7.2. Структура растений у видов подрода *Boeoticum* на 20 день вегетации в 2005 г

Б	Открытая почка побега	7	8	7	6	7	7	7	8	8
4 фитомер										
3 фитомер										
2 фитомер										
1 фитомер			—						—	
виды		1	2	3	4	5	6	7	8	9

А –Метамерная структура растений вида *T. kiharae*; Б – состояние пазушных почек (внешний вид и размеры) четырех нижних фитомеров и конусов нарастания главных побегов всех видов подрода *Boeoticum*
 Обозначения видов: 1. *T. boeoticum*; 2. *T. monococcum*; 3. *T. sinskajae*;
 4. *T. araraticum*; 5. *T. timopheevii*; 6. *T. zhukovskyi*; 7. *T. timococcum*;
 8. *T. militinae*; 9. *T. kiharae*. Клетка в таблице соответствует 1 мм²

Переход в генеративную фазу у яровых видов в условиях Подмоскovie наступал на 26 – 33 день. С этого момента начинается активный процесс формирования генеративной зоны зачаточного главного побега. Формируются генеративные фитомеры. По времени он небольшой – 6-8 дней. После формирования зачатка верхушечного колоска апикальная меристема главного побега отмирает (табл.7.1).

Фаза развития проростка к этому времени, как видно из структурной организации растения *T. kiharae*, – один или два развернутых листа. Почki *T. kiharae*, трехгеномного вида отличаются от почек других видов.

К 20 дню вегетации во все годы исследований, во всех наших экспериментах у растений видов формируется основное число вегетативных фитомеров зачаточного главного побега (7 – 8), и у четырех нижних фитомеров тоже, как правило, формируются пазушные почки (табл. 7.2).

Рис. 7.1. Конусы нарастания главных побегов видов в трех пробах 2005 г. Обозначения видов в табл. 2 и рис. 2

В пробе от 22.V на 20 день вегетации растения видов находились еще на вегетативной фазе развития.

У большинства видов у растений на главном побеге развернулся только один лист, сформировалось 7 вегетативных фитомеров и лишь у видов *T. militinae* и *T. kiharae* сформировалось по 8 вегетативных фитомеров и развернулось по два листа. Конусы нарастания у всех видов находились на вегетативной фазе.

За 8 дней, к 28 дню вегетации (28.V), на главном побеге растений развернулось еще от 2 до 3 листьев. Растения всех видов перешли на генеративную фазу развития. Начинают отчленяться генеративные фитомеры. Конус нарастания у *T. топососсит* (номер 2) увеличился до 0,8 мм, у полиплоидных видов конусы не превышали генеральную среднеарифметическую величину (ГСА), исчисленную для всех видов рода *Triticum* (рис. 7.1).

**Табл. 7.3. Усложнение структуры
главного побега в процессе вегетации 2005 г.**

Дни от посева	Показатели	В И Д Ы					
		2	5	6	7	8	9
20 дней	Число фитомеров	8	7	7	7	8	8
	Число листьев	1	2	1	1	2	2
28 дней	Число листьев	4	4	3	4	4	4
	Этап органогенеза	н.IV	н.IV	IV	IV	IV	IV
35 дней	Число листьев	4-5	5	4-5	5	5	6
	Этап органогенеза	V	V	IV	V	н.V	V
42 дня	Число листьев	6	5-6	5-6	5-6	5-6	6-7
	Этап органогенеза	VI	VI	VI	VI	VI	VI

Обозначения видов см. в таблице 2

В пробе 11.VI к 42-у дню вегетации на главных побегах разворачивается еще по 1 – 2 листьев и полностью формируются все структуры зачаточных колосьев (V и VI этапы органогенеза). В клетке каждого вида зарисованы или конус нарастания в начале V этапа, или – срединный и верхушечный колоски. Указаны и размеры конусов нарастания (рис. 7.2).

Очевидно, что для каждого вида характерна своя ритмика роста конусов нарастания и видоспецифическая длина созревшего колоса. Наибольшая длина созревшего колоса отмечена у *T. kiharae*.

Наблюдения за растениями видов в посевах показывают, что при общем типе формирования структурной организации растений для каждого вида отмечаются видоспецифические особенности ростовых процессов и видоспецифическая биоритмика формирования одноименных процессов (рис. 7.3).

Рис. 7.2. Сопоставление роста конусов нарастания главных побегов у видов подрода *Voetiticum* в течение онтогенеза относительно генеральных среднеарифметических величин (ГСА – параллельные линии для всех видов рода *Triticum*)
Обозначения видов: 2. *T. monosocum*; 5. *T. timopheevii*; 6. *T. zhukovskyi*; 7. *T. timosocum*; 8. *T. militinae*; 9. *T. kiharae*; октоплоиды: 10. *T. timonovum*; 11. *T. fungicidum*

Рис. 7.3. Сопоставление листьев главного побега у видов подрода *Boeoticum* с генеральными среднеарифметическими величинами длины листьев всех видов рода *Triticum* (ГСА – горизонтальные линии)
 Обозначения видов: 2. *T. monosocum*; 5. *T. timopheevii*; 6. *T. zhukovskyi*; 7. *T. timosocum*; 8. *T. militinae*; 9. *T. kiharae*

Наименьшая длина листьев в 2005 г. у растений *T. timopheevii*, наибольшая – у *T. timosocum*. Седьмой лист разворачивается у видов *T. zhukovskyi*, *T. timosocum*, *T. militinae* и *T. kiharae*.

На рис. 7.4 показано развитие верхушечного колоска у и полиплоидных видов секций *Timopheevii* и *Kiharae* на V этапе органогенеза и у созревших колосьев. В двух предыдущих разделах было показано, что у диплоидных видов *T. boeoticum* и *T. monosocum* также, как и у всех полиплоидных видов подрода *Boeoticum*, на V этапе органогенеза формируются зачатки верхушечных колосков, но далее они не развиваются и засыхают. Обращаем внимание, что у полиплоидных видов подрода *Boeoticum* верхушечные колоски активно развиваются и у созревших колосьев в верхушечных колосках формируются зерновки (рис. 7.4, Б). Наибольшее число плодovitых колосков отмечено у вида *T. kiharae*. У видов *T. kiharae* и *T. timopheevii* у 30 - 25% проанализированных растений верхушечные колоски оказались стерильными. У видов *T. zhukovskyi*, *T. timosocum*, *T. militinae* стерильными оказались 21- 17% колосков. У видов пр *T. timopheevii* и *T. kiharae* морфогенетические процессы формирования верхушечных колосков более разбалансированы, чем у других видов.

Мы видим, что у видов *T. kiharae* и *T. timopheevii* морфогенетические процессы формирования верхушечного колоска более разбалансированы, чем у других полиплоидных видов подрода *Boeoticum*. У растений *T. kiharae* процессы формирования верхушечного колоска более интенсивны, чем у других видов, но и более разбалансированы. Только у этого вида у 30% процентов растений в верхушечном колоске сформировалось по 2 зерновки, но и у такого же числа растений верхушечные колоски были стерильны.

Рис. 7.4. Анализ верхушечного колоска колосьев у полиплоидных видов подрода *Voeoticum*

1 – в колоске сформировалось две зерновки; 2 – в колоске сформировалась одна зерновка; 3 – колосок стерилен; 4 – колосок засох (цифры процент от числа проанализированных колосков)

О большой разбалансированности формирования верхушечного колоска у *T. timopheevii* свидетельствует, что только у этого вида у 12% растений верхушечные колоски не развились.

Зачаточный главный побег, как уже указывалось, это метамерная матрица растения. Габитус или жизненная форма каждого растения определяется тем – в какие органы вегетирующего растения разовьются элементы вегетативных метамеров главного побега. Листовые примордии фитомеров главного побега всегда разворачиваются в листья. Как выше было показано, у четырех нижних фитомеров, как правило, всегда формируются пазушные почки. Дальнейшее поведение пазушных почек в основном и определяет габитус растения.

Наиболее интенсивно разворачиваются в побеги пазушные почки у растений *T. kiharae*, *T. monococcum*, *T. timopheevii* и наименее интенсивно у *T. timococcum*, *T. zhukovskyi*, *T. militinae* (табл. 7.4).

Таблица 7.4. Интенсивность разворачивания в побег пазушных почек 4-х нижних фитомеров главного побега (суммарно по всем пробам в 2005 г.)

в и д ы	2	5	6	7	8	9
Почки:	7,0	3,8	---	2,6	3,5	7,0
4 фитомера						
3 фитомера	15,3	8,6	2,0	8,8	4,0	30,0
2 фитомера	39,4	34,6	26,4	17,5	16,0	63,0
1 фитомера	78,0	73,0	61,2	43,8	56,3	93,0

Обозначения видов: 2. *T. monococcum*; 5. *T. timopheevii*;
6. *T. zhukovskyi*; 7. *T. timococcum*; 8. *T. militinae*; 9. *T. kiharae*

В табл. 7.5 приведены данные анализа созревших растений посева 2005 г. Определяли по каждому виду процент растений с разным числом побегов.

Наименьшее число однопобеговых растений в посеве в 2005 г. отмечено у *T. kiharae*, а наибольшее – у *T. timococcum*.

Морфогенетический анализ формирования вегетативной сферы растений полиплоидных видов подрода *Boeoticum* позволяет утверждать, что и фитомерная структура вегетативной зоны зачаточного главного побега и развертывание элементов вегетативных фитомеров в функционирующие органы вегетирующего растения того же порядка, что и у видов подрода *Triticum*.

Общая схема формирования генеративной сферы растений у видов подрода *Boeoticum* та же, что и в подрode *Triticum*. Созревшие колосья полиплоидных видов подрода *Boeoticum* по количественным показателям значительно отличаются от колосьев видов подрода *Triticum* (табл. 7.6, рис. 7.5, 7.6).

Таблица 7.5. Варьирование типов созревших растений у видов пшеницы в посеве 2005 г.

В И Д Ы	Число развернувшихся в побеги почек				
	Глав.побег 0 почек	Глав.поб 1 почка	Глав.поб. 2 почки	Глав.поб. 3 почки	Глав. поб. 4 почки
2.T. monococcum	33,3	32,3	26,7	4,7	3,0
5.T. timopheevii	26,9	38,5	26,0	4,8	3,8
6.T. zhukovskyi	39,4	34,4	24,6	1,6	--
7.T. timococcum	56,1	26,3	8,8	6,2	2,6
8.T. militinae	42,2	39,8	11,5	4,2	3,3
9.T. kiharae	6,8	30,0	36,9	19,5	6,8

Сопоставление количественных показателей созревших колосьев у всех видов рода *Triticum* в полном объеме представлено в нашей работе 2009 г. (Морозова, Мурашев; 2009; с. 79-83). Размеры раздела не позволяют привести весь имеющийся материал. В табл. 7.6 приведены лишь пределы варьирования количественных показателей созревших колосьев отдельно по всем видам подродов.

Таблица 7.6. Сопоставление пределов варьирования количественных показателей созревших колосьев у видов в подрode *Boeoticum* и в подрode *Triticum*

Показатели	Подрод <i>Boeoticum</i>	Подрод <i>Triticum</i>
Длина колоса мм	32 – 55 (80)	33 – 130
Число колосков в колосе	8 – 21	8 – 18
Числ зерновок в колосе	5 – 22	5 – 43
Масса 1 зерновки мг	92 – 792	92 – 1428

На рис. 7.5 и 7.6 представлено для сравнения варьирование только длины колосьев. В подрode *Triticum* длина колосьев вне зависимости от плоидности видов варьирует гораздо больше, чем в подрode *Boeoticum* – от 3,3 см до 13,0 см.

Рис. 7.5. Варьирование длины колоса у видов подрода *Boeoticum* (см) 2004 г.
По каждому виду показаны лимиты и средняя величина этого параметра

Сопоставление показателя «число колосков в колосе» обнаруживает, что в подроде *Boeoticum* процесс формирования генеративных фитомеров у всех видов, за исключением *T. kiharae*, практически интенсивнее, чем у видов подрода *Triticum* (табл. 7.1). Максимально число колосков в колосе у видов подрода *Boeoticum* равнялось в наших экспериментах – 21-му, а у видов подрода *Triticum* – 18-ти (табл. 7.6). Но у видов подрода *Boeoticum* формируется гораздо меньше зерновок и их масса намного меньше, чем у ряда видов подрода *Triticum*.

Рис. 7.6. Варьирование длины колоса у видов подрода *Triticum* (см) 2004 г.
По каждому виду показаны лимиты и средняя величина параметра

Напоминаем, в разделе была поставлена задача – на базе анализа фактического материала установить степень влияния геномов A^b и G и особенно плазмона *Ae. speltoides* на морфогенез и структуру созревших растений полиплоидных видов пшеницы подрода *Boeoticum*.

Чтобы понять роль и значение геномов A^b и G и особенно плазмона *Ae. speltoides* в формировании структуры созревших растений полиплоидных видов приведем в самых общих чертах характеристики колосьев исходных видов. У *T. boeoticum* – колос длинный, 5-12 см, формируется до 24 колосков в колосе, верхушечный колосок недоразвивается (Культурная флора, 1979; с. 281), а у *Ae. speltoides* колосья длинные, линейные, верхушечный колосок плодovitый (Филипченко, 1979; с. 193).

В настоящее время общепризнано, что генетические системы цитоплазмы играют значительную роль в развитии организмов. Но еще в 30-х годах прошлого столетия генетик Ю. А. Филипченко при изучении количественных показателей колоса у пшениц обнаружил и указал на значительную роль цитоплазмы оплодотворенного яйца в дифференцировке этих процессов и в общей форме указал на роль плазмона в развитии организма (Филипченко, 1979; с. 280-291).

Интеграция геномов однозернянки дикой и эгилопса в полигеноме, а также плазмон *Ae. speltoides* определили довольно своеобразную структуру колосьев полиплоидных видов подрода *Boeoticum*.

В результате проведенных исследований мы имеем основание утверждать, что геном G и особенно плазмон *Ae. speltoides* определили иной, по сравнению с *T. boeoticum* и *T. monosocum*, тип завершения функционирования апикальной меристемы главного побега. Результат – полноценное развитие верхушечного колоска.

В структуре и особенностях растений полиплоидных видов прослеживается и отдельное влияние генома A^b . Генетики установили, что геном A^b в эволюционном ряду пшениц *T. timopheevii* обуславливает устойчивость к грибным болезням и повышенное содержание белка в зерне. Но влияние генома A^b прослеживается и в том, что у видов секции *Timopheevii* формируется наибольшее, чем у остальных видов рода *Triticum*, число колосков в колосе. Филипченко Ю. А., исследуя процесс развития колоса у пшениц и близких родов злаков установил, что *T. monosocum* по типу развития колоса отличается от мягкой пшеницы и напоминает скорее рожь. Вторая особенность этого вида, по наблюдениям Филипченко, – интенсивное формирование колосков (Филипченко; 1979; с. 251-258). Данные наших экспериментов подтверждают эту особенность морфогенеза *T. monosocum* и полиплоидных пшениц подрода *Boeoticum* (табл. 7.1 и 7.6).

Предложенный в разделе экспериментальный материал показывает – каждый отдельный вид пшеницы представляет собой целостную ростовую морфогенетическую систему со своими особенностями темпов роста и формирования метамерных органов на каждом из этапов развития индивида.

Вид как целостная устойчивая форма, основан на консервативных родовых и видовых координациях. Наблюдения за становлением структуры растений у всех видов пшеницы показали: древние филетические черты морфогенеза проявляются у всех видов в период формирования вегетативной зоны зачаточного главного побега, а в период формирования всей генеративной зоны растения четко проявляются видоспецифические черты (Морозова, Мурашев, 2009: 215-219).

8. Черты специализации морфогенеза пшеницы и ее диких сородичей – коленницы и дазипирума

Пшеница и ее дикие сородичи – виды коленницы и дазипирума – это диплоидные однолетние злаки, и принадлежат трибе пшеницевых (*Triticeae*). Исследования показали – диплоидные однолетние злаки оказываются более специализированными по сравнению с многолетними злаками (Цвелев, 2005: 235). Онтогенез и морфогенез травянистых однолетников имеют четко выраженные черты специализации.

Закономерности эволюционных преобразований как онтогенеза так структурных преобразований растений широко обсуждались в научной литературе середины XX столетия.

В процессе эволюции более сложных форм организации, как у животных, так и у растений, перестраивается не только сама организация, но и весь онтогенез в целом. Изменения могут затрагивать различные органы и процессы, происходить на разных этапах индивидуального развития. И в то же время намечаются некоторые общие тенденции, то есть типичные линии прогрессивного развития онтогенеза. Прогрессивное усложнение организации организма, как правило, сопровождается и усложнением процессов индивидуального развития, в результате которых эта организация создается. Одновременно и параллельно в эволюции происходит и другой процесс – процесс упрощения, или точнее, рационализации, усовершенствования индивидуального развития. Прогрессивная эмбрионизация онтогенеза – еще один из путей эволюции организации. Процессы перестройки самого онтогенеза, как правило, сопровождаются и усовершенствованием факторов индивидуального развития, усложнением системы корреляций регуляторного, характера. Создаются весьма устойчивые механизмы индивидуального развития, обеспечивающие автономизацию онтогенеза, нормальное формообразование даже при наличии некоторых отклонений от нормальных условий, создается известная независимость хода онтогенеза от обычных колебаний в факторах среды – создается известная автономность процессов развития, что способствует жизнеспособности и конкурентоспособности вида.

В литературе отмечалось, что при трансформации от многолетних форм растений к травянистым однолетникам отмечаются следующие преобразования онтогенеза: ускорение всего цикла развития (Серебряков, 1955; Хохряков, 1976; Гатцук, 1976 и др.); упрощение строения или соматическая редукция (Попов, 1949, 1963; Хржановский, 1964, 1968; Хохряков, 1975); неотения (Тахтаджян, 1964; Голубев, 1973; Серебрякова, 1972); эмбрионизация развития (Хохряков, 1978); усиление интегрирующих факторов развития и автономизация (Скрипчинский и др. 1972, 1977).

И в онтогенезе исследованных нами видов пшеницы, эгилопса, дазипирума обнаруживаются характерные для травянистых однолетников особен-

ности онтогенеза: ускорение цикла развития, явления эмбрионизации, соматической редукции и неотении, а также усиление интеграции процессов развития.

Отмеченные в наших исследованиях у всех видов факты скоротечного существования и очень быстрого завершения возрастно-физиологического процесса в меристемах являются проявлением этой интенсификации развития. Время функционирования апикальных меристем намного короче не только всего периода онтогенеза растения, но и побегов, метамерную структуру которых они формируют.

Ускорение развития в целом и доминирование главной точки роста привело к тому, что на генеративной фазе развития растения все боковые конусы нарастания, находящиеся на разных этапах внутрипочечного развития, переходят в генеративную фазу и завершают свое развитие. Конусы нарастания почек вытягиваются и начинается формирование генеративных бугорков (Мурашев, Морозова, 2005: 12-17). В итоге в каждой почке формируется зачаточный побег. Процесс выражен в разной степени в зависимости от фазы развития почки и ее топографии на главном побеге.

В целом, анализируя особенности онтогенеза исследованных однолетних трав, можно видеть, что убыстрение и интенсификация всего цикла развития привели к тому, что индивид у этих видов представлен лишь побеговой системой главного побега, а онтогенез в целом сводится к его онтогенезу.

Ускорение развития, соматическая редукция и эмбрионизация в онтогенезе исследованных видов проявляются в усилении роли почки в определении габитуса растений и в тенденции сокращения жизненных циклов побегов кущения вплоть до их завершения в фазе почки. Особенно четко это проявляется у пшеницы. Общая эволюционная тенденция развития побегового тела пшеницы – это уменьшение числа побегов кущения. Все развитие большинства побегов осуществляется в почке.

У видов эгилопса и у дазипирума мохнатого больше, чем у пшеницы, гистологических центров фитомеров главного побега формируются в закрытые зрелые почки способные сразу же разворачиваться в побеги кущения. Но тенденция сокращения жизненных циклов побегов отмечается и у этих видов.

Рационализация развития проявляется у всех исследованных видов в усилении доминирующего влияния главной точки роста. Переход конуса нарастания главного побега в генеративную фазу стимулирует переход в генеративную фазу всех точек роста растения вне зависимости от их собственного развития.

В процессе эволюции у однолетних видов трибы пшеницевых (*Triticeae*) возникла стабильная и а то же время адаптивно-гибкая система саморегуляции морфогенеза. Морфогенез всех исследованных видов – это целая система филетически отработанных коррелятивных зависимостей, как общего значения, очень стойких, проявляющихся у всех исследованных видов на ранних этапах вегетации, так и более частных, более подвижных, соотношение которых в процессе индивидуального развития и приводит к

формированию конкретной жизненной формы (в индивидуальном толковании) каждого растения.

Растения однолетних трав, как и всякие другие, представляют собой структурно – биоритмические системы. В каждый конкретный момент онтогенеза в этих системах налаживаются определенные, присущие только каждому растению, соотношения ростовых, биоритмических и морфогенетических процессов.

На уровне отдельной особи стабильность определяется автономностью процесса формирования зачаточного главного побега из зародышевой почки, а подвижность – поливариантностью процесса развертывания элементов метамеров зачаточного побега в функционирующие органы.

Анализ функционирования апикальных меристем растения в связи с формированием его структуры показал:

- Все апикальные меристемы однолетних травянистых злаков функционируют однотипно. Для них характерны краткосрочность существования и быстрый темп развития. В результате функционирования апикальных меристем формируются в той или иной степени сформированные зачаточные побеги.

- Особое значение для формирования структуры растения имеет апикальная меристема главного побега. Зачаточный главный побег – это метамерная основа растения. Конкретный габитус растения будет зависеть от того, какие из элементов фитомеров главного побега развернутся в функционирующие органы. Апекс главного побега растения выступает и как структура, регулирующая деятельность всех апикальных меристем растения.

- Становление метамерной структуры растения состоит, прежде всего, из процесса образования главного побега, в который включены выраженные в разной степени, подчиненные ему процессы формирования почек и боковых побегов.

Полевые популяции, как и природные популяции видов, являются ареной всех внутрипопуляционных процессов на генотипическом и фенотипическом уровне. В каждой полевой популяции исследованных видов у растений налаживается по типу адаптивной нормы максимально возможная в конкретных условиях вегетации схема осуществления морфогенеза и свои, присущие только этой популяции, типы недоразвития структур у отдельных растений, создающие реальную структуру этой популяции.

Многолетние исследования морфогенеза видов, потомков участников эволюционных преобразований в роде *Triticum*, показали: у видов пшеницы, эгилопса и дазипирума – травянистых однолетников – общий тип структурной организации растений и однотипная картина морфогенеза. Но при общем типе структурной организации растений и общей картине морфогенеза, у видов четко проявляются родовые и видовые особенности. Видоспецифические черты морфогенеза проявляются и при формировании зачаточного главного побега и особенно при развертывании элементов фитомеров зачаточного главного побега в функционирующие органы растения. В зависимости от типа развития злака междоузлия зачаточного побега могут растягиваться по-разному, и вследствие этого создаются разные типы побегов.

У пшеницы все побеги полурозеточные, нижние узлы побегов сближены, а верхние 4-5 междоузлий растянуты – это структура побега «тип пшеницы». В посевах эгилопсов и дазипирума и у вегетирующих и созревших растений отмечается гораздо большее число типов побегов. А это свидетельствует о том что регуляторные механизмы этих процессов иные, отличные от этих же процессов у пшеницы.

Основываясь на опыте предшествующих исследований, и анализе морфогенеза видов пшеницы в одновременных посевах берем на себя смелость высказать несколько предположений о характере и состоянии коррелятивных систем, регулирующих онтогенез отдельных видов пшеницы.

- В подроде *Triticum* (геномные формулы A^uA^u , A^uA^uBB , A^uA^uBBDD) виды, подвергшиеся довольно длительному воздействию искусственного отбора в процессе культивирования, обладают высокой продуктивностью и достаточно устойчивыми и сбалансированными коррелятивными системами развития видов *T. dicoccum*, *T. aestivum* *T. durum*. Наряду с этим, в подроде *Triticum* есть виды с достаточно неустойчивыми, несбалансированными коррелятивными системами. Это виды *T. polonicum*, *T. compactum*, *T. sphaerococcum*.

- Все виды пшеницы подрода *Boeoticum*, имеют не очень высокий потенциал продуктивности, но обладают достаточно устойчивыми коррелятивными системами развития.

- Октотплоиды, наоборот, характеризуются, на наш взгляд, еще неустойчивыми, несбалансированными коррелятивными системами развития и не очень высокой продуктивностью колосьев.

В результате многолетних исследований и анализа полученных данных у авторов сформировалось представление – наиболее специализированными видами из всех изученных являются виды пшеницы, а наименее специализированным из изученных видов наиболее древний вид дазипирум мохнатый. Для подтверждения приводим данные роста конусов нарастания в течение онтогенеза у шести видов пшеницы и состояния конусов нарастания у растений дазипирума мохнатого на вегетативной фазе развития (рис. 8.1 и 8.2). У всех видов пшеницы на вегетативной фазе развития размеры конусов нарастания варьировали в пределах 0,5 мм, при переходе в генеративную фазу развития у всех видов размеры конусов нарастания увеличиваются до 1,0 мм, а на V этапе органогенеза – формирование колосков зачаточного колоса – у всех видов размеры зачаточных колосьев равнялись 2 мм. Интенсивность роста сформированных колосьев на VI-XII этапах органогенеза видовой признак. На графиках каждого вида показано варьирование размеров созревших колосьев. По этому показателю виды пшеницы значительно различались. О высокой степени специализации онтогенеза видов пшеницы свидетельствует однотипность структуры созревших побегов («тип пшеницы»).

Многолетние наблюдения посевов шести видов эгилопса показали: регулировка морфогенетического цикла формирования растений эгилопсов от посева и до формирования колосьев и побеговых систем растений аналогична регулировке тех же процессов у пшеницы.

Рис. 8.1. Структурные изменения и особенности роста конусов нарастания главного побега растения пшениц в течение морфогенетического цикла (от прорастания и до отмирания) у шести видов

А – размеры и внешний вид апексов на вегетативной и репродуктивной фазах онтогенеза; квадрат соответствует 1 мм². Б – в графиках роста конусов две ординаты: первая – от 0,1 до 1,0 мм (рост на вегетативной фазе) и вторая – от 1,0 до 5,0 мм (рост на репродуктивной фазе).

В – дни взятия проб растений (отсчет от даты посева).

Цифры у кривых – размер конусов нарастания в пробе в мм

Но процессы регуляции структур созревших побегов отличаются от таковых у пшеницы. У созревших растений коленницы отмечено гораздо большее число типов созревших побегов.

У дазипирума мохнатого – дикорастущего диплоидного однолетнего озимого злака – регулировка морфогенетических процессов на всех этапах онтогенеза отличается от аналогичных процессов и у пшеницы и у эгилопса.

И у пшеницы и у эгилопсов виды по образу жизни четко представлены яровыми, озимыми формами. У яровых форм число вегетативных фитомеров колеблется от 7 до 9, у озимых форм – от 10 до 15. У дазипирума мохнатого отмечена чрезвычайная разнокачественность зерновок и необычайное разнообразие в одном и том же посеве на вегетативной фазе развития растений типов растений. В одном посеве у отдельных растений сформировано по типу яровых 7-9 фитомеров, а у других в том же посеве на главном побеге сформировалось до 15 вегетативных фитомеров.

И если у пшеницы и эгилопсов размеры конусов нарастания на вегетативной фазе и на IV-VI этапах органогенеза генеративной фазы у всех растений достаточно стандартны, то у дазипирума отмечается еще на вегетативной фазе развития необычайное разнообразие размеров верхушечной меристемы (рис.8.2). Длина конусов нарастания у дазипирума мохнатого на вегетативной фазе развития колеблется от 1,5 мм до 0,4 мм (рис.8.2).

Рис. 8 2.. *Dasyrrhynchus villosus*. Варьирование размеров конусов нарастания у растений в префлоральный период органогенеза (III этап). Полевая популяция 2005 г., 117 день вегетации

А – длина конуса 1,5-1,0 мм; Б – длина конуса 0,8-0,6 мм;

В – длина конуса 0,5-0,3 мм

(Схемы – зарисовки авторов при просмотре проб)

Причем размеры апексов не зависят от степени развития побеговой системы растения. Формирование же зачаточных колосьев на генеративной фазе развития (IV-VI этапы органогенеза) у всех растений посева, наоборот однопорядково. В посеве формируются многоколосковые и достаточно продуктивные колосья. Но и регулировка этого процесса у дазипирума мохнатого отличается от такового у пшеницы и коленницы. У колосьев дазипирума мохнатого недоразвивается верхушечный колосок, что указывает на ускоренное завершение на последних этапах развития морфогенетических циклов функционирования меристематических апексов.

Все эти факты позволяют предположить, что *D. villosus* форма более древняя и менее специализированная, чем виды пшеницы и коленницы. На наш взгляд, наибольшая специализация видов пшеницы по сравнению с видами коленницы и дазипирума мохнатого это результат действия не только

естественного, но и в определенной степени искусственного отбора. У пшеницы наиболее четко обнаруживаются характерные для травянистых однолетников особенности онтогенеза: автономизация развития, ускорение цикла развития, явления эмбрионизации, соматической редукции и неоте-нии, а также усиление интеграции процессов развития.

Установление, что родам подтрибы *Triticinae* – однолетним злакам – присуща одна и та же структурная организация растений и большая специализация может свидетельствовать об их общих филогенетических корнях и общем эволюционном пути (Цвелев, 2005: 118-130).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предлагаемая работа является теоретическим обобщением нашего многолетнего экспериментального материала по изучению морфогенеза и структурной организации пшеницы и ее диких сородичей – видов эгилопса и дазипирума.

В методологическом плане научная новизна исследований состояла в использовании и при наблюдении вегетирующих растений и при анализе полученных данных представлений теоретической морфологии о закономерностях строения побегового тела высших растений и эволюции их структурной организации.

В лаборатории биологии развития растений кафедры высших растений биофака МГУ изначально была поставлена задача развития научных исследований, открывающих принципиально новые пути изучения исследуемых форм.

Многолетние исследования показали: у видов пшеницы, коленницы и дазипирума – травянистых однолетников – общий тип структурной организации растений и однотипная картина морфогенеза. Но при общем типе структурной, организации растений, однотипной «архитектурной модели», и общей картине морфогенеза, у видов четко проявляются и видовые особенности в реализации процесса морфогенеза.

Изучение морфогенеза пшеницы имеет практически вековую историю, но осталось актуальным и в настоящее время. Установление общих закономерностей морфогенеза пшеницы как травянистого однолетника и разработка методик, позволяющих оценить специфику морфогенетических процессов на протяжении жизненного цикла у исследуемых видов и отдельных растений открывают широкие возможности их использования в научных исследованиях и в практических целях (работы авторов: «Биологический контроль в сельском хозяйстве», 1962; Мурашев, 1976; Морозова, 1983; Морозова, 1986; Морозова, 2013 и др.)

СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Биологический контроль в сельском хозяйстве / Под ред. Ф.М. Куперман. М.: МГУ, 1962. 276 с.
2. Гандилян П.А. Определитель пшеницы, эгилопса, ржи и ячменя. 1980. Изд-во АН Армян. ССР. Ереван. 283 с.
3. Гатцук Л.Е. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побеговых систем // Бюллетень Московского Общества Испытателей Природы, отделение. Биологии, 1974. Т. 79. № 1. С. 100-113.
4. Гатцук Л.Е. Содержание понятие «травы» и проблема их эволюционного положения. Труды МОИП. Отдел. биолог. 1976. Т. 42. С. 55-130.
5. Голубев В.Н. К проблеме эволюции жизненных форм растений // Бот. журн., 1973. Т. 58. № 1. С. 3-10.
6. Жуковский П.М. Критико-систематический обзор видов *Aegilops* L. // Тр. по прикл. бот., ген. и селек., 1928. Т. 18. С. 417-609.
7. Ипполитова Е.М. Дифференциация конуса нарастания и гистогенез узла кущения пшеницы и ржи. Л.: Колос, 1944. 275 с.
8. Конарев В.Г., Гаврилюк И.П., Пенева Т.И. и др. О природе и происхождении геномов пшеницы по данным биохимии и иммунохимии белков зерна // С.-х. биол., 1976. № 5. С. 656-665.
9. Конарев В.Г. Морфогенез и молекулярно – биологический анализ растений. СПб, 1998. 357 с.
10. Культурная флора СССР. Под общ. руков. В.Ф. Дорофеева; ВНИИР имени Н.И. Вавилова. Л., 1979. Т. I. Пшеница / В.Ф. Дорофеев, А.А Филатенко, Э.Ф. Мигушова и др. С. 346.
11. Куперман Ф.М. и др. Этапы формирования органов плодоношения злаков. М.: изд-во Моск. Ун-та, 1969. С. 9-16.
12. Мейер К.И. Морфология высших растений. М., 1958. 254 с.
13. Морозова З.А. Морфогенетический анализ в селекции пшеницы. М.: изд-во Моск. Ун-та, 1983. 77 с.
14. Морозова З.А. Основные закономерности морфогенеза пшеницы и их значение для селекции. М.: изд-во Моск. Ун-та, 1986. 163 с.
15. Морозова З.А. Методология использования закономерностей морфогенеза колосовых злаков в селекции. М.: МАКС: Пресс., 2013. 365 с.

16. Морозова З.А., Мурашев В.В. Род *Triticum* L. Морфогенез видов пшеницы. М.: УМЦ Триада, 2009. 228 с.
17. Мурашев В.В., Морозова З.А. Морфогенетический цикл апикальных меристем. Типы онтогенеза побегов: 1. Вегетативная сфера пшеницы // Вестн. Моск. Ун-та. Сер. 16. Биология. 2005. № 3. С. 12-17.
18. Мурашев В.В. Морфофизиологическая характеристика формирования потенциальной и реальной продуктивности видов пшеницы. Автореф. дисс. канд. биол. наук (ботаника). МГУ. М., 1976. 27 с.
19. Мурашев В.В., Куперман Ф.М. Морфофизиологический анализ потенциальной и реальной продуктивности однозернянки культурной и мягкой пшеницы // Биологические науки. 1976. С. 86-89. 148 с.
20. Мурашев В.В., Морозова З.А. Пшеница и ее дикие сородичи. М.: МАКС Пресс, 2013. 148 с.
21. Мурашев В.В., Морозова З.А. Пшеницы и ее дикие сородичи. *Dasyurum villosum* (L.) – потенциальный донор генома Ab пшениц // Альманах современной науки и образования. 2014. № 9 (87). С. 84-88.
22. Мурашев В.В., Морозова З.А. Пшеницы и ее дикие сородичи: 1. Сопоставление морфогенеза видов *T. boeoticum* (L.) Bois. (геном Ab) и *Ae. speltoides* Tausch. (геном B) // Альманах современной науки и образования. 2015. № 4 (94). С. 108-113.
23. Мурашев В.В., Морозова З.А. Пшеницы и ее дикие сородичи: Морфогенез полиплоидных видов пшеницы подрода *Boeoticum* Migusch. et Dorof. Степень влияния геномов Ab и G. // Альманах современной науки и образования. 2015. № 7. С. 93-100.
24. Попов М.Г. Очерк растительности и флоры Карпат // Материалы к познанию фауны и флоры СССР. Изд. МОИП. Отд. ботаники. 1949. № 5. (13). 303 с.
25. Попов М.Г. Основы флорогенетики. М.: АН СССР, 1963. 135 с.
26. Пшеницы мира. Дорофеев В.Ф., Удачин Р.А., Семенова Л., Новикова М.В., Градчанинова О.Д., Шитова И.П., Филатенко А.А. Л.: Колос, 1987. 560 с
27. Сабинин Д.А. Физиология развития растений. М.: АН СССР, 1963. 196 с.
28. Семенова Л.В. *Dasyurum villosum* (L) Borb. дикорастущий родич видов пшеницы подрода *Boeoticum* Migusch. et Dorof. // Тр. По прикл. Бот. Ген. и сел. ВИР. Л.; 1987. Т. III. С. 91-92.
29. Семенова Л.В. Современная система рода *Triticum* L. И вопрос о происхождении генома Ab. СПб.: изд-во ВИР, 1996. 7 с.
30. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 391 с.
31. Серебряков И.Г. Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений. Бюл. МОИП. Отд. биол., 1955. Т. 60. Вып.

3.

С. 71-92.

32. Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971. 360 с.

33. Серебрякова Т.И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. Сер. «Ботаника». М., 1972. Т. 1. С. 84-169.

34. Серебрякова Т.И. Об основных «Архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразований. // Бюл. МОИП. Отдел. Биологии. 1977. Т. 82 (5). С.112-126.

35. Серебрякова Т.И. Еще раз о понятии «жизненная форма» у растений. // Бюл. МОИП Отдел. Биология. 1980. Т. 85. № 6. С. 75-86.

36. Синнот Э. Морфогенез растений. М., 1963. 603 с.

37. Скрипчинский В.В., Скрипчинский Вл.В. Автономизация онтогенеза растений в связи с проблемой прогрессивного развития // Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1972. С. 330-343.

38. Скрипчинский В.В. Эволюция онтогенеза растений. М.: Наука, 1977. 85 с.

39. Тахтаджан А.А. 1964. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М-Л. 236 с.

40. Чмелев В.М. Природа и свойства геномспецифических белков пшеницевых. Дисс. канд. биол. наук. Л., 1988. 208 с.

41. Шафранова Л.М. О матамерности и метамерах у растений – Журн. общ. биол., 1980. Т. 1. № 3. С. 437-447.

42. Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии.. М.: «Наука», 1982. 383 с.

43. Цвелев Н.Н. Проблемы теоретической морфологии и эволюции высших растений. Товарищество научных изданий КМК, М.-СПб., 2005. 407с.

44. Филиппенко Ю.А. Генетика мягких пшениц. М.: «Наука», 1979. С. 311.

45. Хохряков А.П. Закономерности эволюции растений, Новосибирск, 1975. С. 202.

46. Хохряков А.П. Циклы развития побегов в связи с проблемой «травянистости» // Проблемы экологической морфологии растений. М.: Наука, 1976. С. 141-155.

47. Хохряков А.П. Эмбрионизация в эволюции растений. Журн. Общ. Биол., 1978. Т. 39. № 5. С. 671-684.

48. Хржановский В.Г. К проблеме эволюции морфогенеза и видообразования. Доклады ТСХА, 1964. Вып. 6. С. 37-50.

49. Эсау К. Анатомия растений, М.: Мир, 1969. 564 с.

50. Яска В.Э. Происхождение тетраплоидных пшениц по данным электрофоретического изучения ферментов. Изв. АН ЭССР. Сер.биол. 1974. Т. 23. № 3. С. 201-220.
51. Яковлев М.С. Структура эндосперма и зародыша злаков, как систематический признак // Сб. «Морфология и анатомия растений» 1950, «Труды Бот. ин-та им. В.Л. Комарова, АН СССР, в. 1. Серия VII. С. 121-213.
52. Якубцинер М.М. Пшеницы Сирии, Палестины и Трансиордании и их селекционно-агрономическое значение. Ленинград, 1932. 276 с.
53. Asins M.J., Carbonell E.A. A comparative study on variability and phylogeny of Triticum species // Interspecific relationships / Theor. Appl. Gen., 1986. V.72. № 4. 551-558.
54. Belea A., Fejer O. Evolution of wheat Triticum L. in respect to recent research // Acta Agr. Acad. Sci Hung, 1980. V. 29. P. 306-315.
55. Cole F.W., Fullington J. G., Kanzard D. D. Grain protein variability among species of Triticum and Aegilops: quantitative SDS-PAGE studies // Theor. Appl. Gen., 1981. V. 1. P. 17-30.
56. Rosler P. Histologische Studien am Vegetationspunkt von Triticum vulgare. Planta, 1928. Bd. 5. H. 1. P. 28-69.