

Patrick J.W. Vascular system of the stem of the wheat plant. 2. Development // Austral. J.Bot. 1972. Vol. 20. N1. P. 65-78.

Turgeon R., Webb J.A. Leaf development and phloem transport in Cucurbita pepo carbon economy. Planta. 1975. 123. N 1. P. 53-62.

УДК 581.14+581.143.2

РАЗВИТИЕ КОНУСА НАРАСТАНИЯ И ЛИСТЬЕВ ЗАРОДЫША ЗЕРНОВОК РАЗНЫХ ЧАСТЕЙ КОЛОСА ПШЕНИЦЫ

С.А. Степанов

Саратовский государственный университет им. Н.Г.Чернышевского

Доля суммарного влияния качества семян на валовый сбор зерна составляет 15-20% и больше (Строна, 1984). Среди многих факторов, определяющих урожайные свойства семян, одним из важнейших является степень дифференциации зародыша (Строна, Родченко, 1984).

Зародыш пшеницы составляет всего лишь 2% от общего веса зерновки и имеет сложную морфологию. В нём различают колеоптиле, почечку главного побега, состоящего из конуса нарастания и зачатков трёх зародышевых листьев, зачатки конусов нарастания боковых побегов, из которых наиболее дифференцирована и легко различима точка роста почки первого листа, зачатков главного и придаточных зародышевых корней, щиток с лигулой и эпибласт (Эсау, 1980). Высота колеоптиле зрелой зародышевой почки составляет 3 мм, ширина - 1 мм. Колпачковый примордий первого листа имеет высоту примерно 1,5 мм и ширину 0,6 мм. Колпачковый примордий второго листа темного меньше, чем первого, ещё меньше - примордий третьего листа (Морозова, 1986). Размеры конуса нарастания у яровой пшеницы в зародыше составляют в высоту 39-65 мкм, в ширину - несколько больше (Ростовцева, 1984).

Разнокачественность зерновок в колосе пшеницы, проявляемая на уровне структур зародыша, изучена недостаточно (Bousewinkel, Bouman, 1984; Bewley, Black, 1985).

Исследование степени развития главной почки зародышей зерновок, взятых из разных частей колоса по завершении вегетации, проводили на одном сорте *Triticum aestivum* - Саратовская 36 в течение двух лет. Зерновки фиксировали в смеси глицерин-спирт и в дальнейшем препарировали под лупой МБС-9. Для оценки соотносительного роста и развития листьев к концу эмбриогенеза зерновки определяли коэффициент сбалансированности роста листьев ($K_{ср}$) - как отношение длины смежных листьев эмбрионального побега.

Масса зерновок из средней части колоса, как правило, больше относительно нижней и верхней его частей, за исключением массы зерновок, формирующихся третьими в колоске. Зерновки с массой более 40 мг могут не наблюдаться в первом и втором, иногда в третьем колосках из нижней и верхней частей колоса.

Конус нарастания эмбрионального побега зародыша некоторой доли зерновок из нижней и верхней частей колоса может находиться в поздней фазе третьего пластохрона. Это же свойство присуще зерновкам из средней части колоса, являющихся третьими в колоске. Однако у большинства зерновок конус нарастания побега зародыша находился в ранней фазе четвертого пластохрона.

В колосьях с большим числом колосков доля зерновок с тремя метамерами эмбрионального побега зародыша варьировала в пределах 4-20% от их общего числа. Можно предположить, что в разные годы вегетации число зерновок с тремя или четырьмя метамерами эмбрионального побега зародыша при сохранении общей тенденции, отмеченной выше, может существенно варьировать. Основанием в пользу такого предположения является варьирование по годам репродукции числа неозерненных колосков и числа зерновок в колосе Саратовской 36 (Степанов, 1991а). В колосьях с незначительными различиями по массе зерновок из верхней, средней и нижней частей колоса число метамеров эмбрионального побега зародыша может быть одинаковым во всех зерновках и равно четырём.

Наблюдается вариабельность по абсолютной длине листьев главной зародышевой почки: 1 лист - от 549 мкм (в зерновках с массой 13-15 мг) до 1042 мкм - в зерновках с массой 40-46 мг; 2 лист - от 155 мкм (в зерновках с массой 13-15 мг) до 394 мкм - в зерновках с массой 42 мг; 3 лист - от 70 мкм (в зерновках с массой 13-18 мг) до 225 мкм - в зерновках с массой 42 мг. Наибольшая суммарная длина первого-третьего листьев эмбрионального побега зародыша характерна, как правило, для зерновок из средней части колоса, за исключением тех, что были третьими в колоске и имели меньшую массу.

Установлена положительная корреляция между массой зерновки и длиной листьев эмбрионального побега зародыша: между массой зерновки и суммарной длиной первого-третьего листьев - от 0,661 до 0,783, массой зерновки и длиной первого листа - от 0,518 до 0,769, массой зерновки и длиной второго листа - от 0,614 до 0,752, массой зерновки и длиной третьего листа - от 0,594 до 0,794. Отмеченное варьирование коэффициента корреляции между повторностями можно объяснить за счет разного уровня сбалансированности донорно-акцепторных отношений между колосьями колоса (Коновалов, 1981), а также колоса и вегетативной частью побега пшеницы.

Можно выделить следующие варианты развития листьев эмбрионального побега зародыша зерновок колоса: а) при большем развитии первого листа меньшее развитие получают 2 и 3 лист и наоборот; б) пропорциональное развитие всех листьев; в) преимущественное развитие получает любой из листьев. Возможные причины отмеченных особенностей развития зародышевой зерновок в пределах колоса пшеницы, очевидно, связаны как с конкурентными отношениями между ними в ходе эмбриогенеза, определяемыми их положением в колосе (Коновалов, 1975), так и давлением факторов среды в момент инициации, роста и развития листьев побега зародыша. В разные годы вегетации могут наблюдаться различные варианты развития листьев зародыша зерновок с преимущественной долей одного из них.

У большинства зерновок доля первого листа (относительная длина) от суммарной длины 1-3 листьев составляет 60-65%. Относительная длина второго листа варьирует от 19,5 до 28,6%. Относительная длина третьего листа варьирует от 6,8 до 15,3 %. Зерновкам в колосках колоса, как правило, свойственны различия по относительной длине 1-3 листьев эмбрионального побега зародыша, что на наш взгляд свидетельствует в пользу представлений о конкурентных взаимоотношениях между формирующимися зерновками в пределах колоска. В некоторых колосках различия по относительной длине 1-3 листьев зародыша были менее существенны. В отдельных колосках зерновки, имеющие преимущественно небольшую массу, характеризовались большей относительной длиной первого листа эмбрионального побега.

Коэффициенты сбалансированности роста листьев варьировали: Кср 1/2 - от 2,18 до 3,63; Кср 2/3 - от 1,53 до 3,41. При этом не наблюдалось приуроченности максимальных значений коэффициентов к какой-либо части колоса. Также не отмечено положительной корреляции между ними и массой зерновок. При ранжировании зерновок по величине Кср 1/2 выявлены следующие группы: < 2,5- от 24,8 до 28,9 %; 2,5-2,7- от 43,2 до 44,8 % (соответственно в разные годы исследования); > 2,7- от 26,3 до 31,9 %. При ранжировании зерновок по величине Кср 2/3 выявлены следующие группы: < 1,8- от 13,1 до 36,7 %; 1,8-2,1- от 40,1 до 40,2 %; >2,1 - от 23,1 до 46,8 %.

Таким образом, в разные годы репродукции наблюдается изменение крайних значений доли растений по Кср 2/3 (< 1,8 и >2,1), что нельзя сказать в отношении Кср 1/2. Возможной причиной различной доли растений по коэффициентам сбалансированности роста листьев (Кср 1/2 и Кср 2/3) эмбрионального побега зародыша зерновок является, на наш взгляд, большее влияние конуса нарастания на ближайший к нему третий лист. В свою очередь, потенции роста конуса нарастания эмбрионального побега зародыша зерновок будут зависеть от конкурентных взаимоотношений между формирующимися зерновками колоса (Коновалов, 1981). В случае возрастания числа колосков колоса и числа зерновок в колоске (Степанов, 1991а,б) происходит усиление конкурентных взаимоотношений между зерновками, проявляющееся на уровне зародыша в виде асинхронизации роста и развития конусов нарастания побегов в процессе эмбриогенеза зерновок, и изменение Кср листьев. Можно предположить, что в основе различий в росте и развитии конуса нарастания и листьев эмбрионального побега зародыша зерновок находятся донорно-акцепторные отношения между эндоспермом и зародышем зерновки.

Постепенное развитие донорно-акцепторных отношений между эндоспермом и зародышем возможно вследствие особенностей эмбриогенеза пшеницы, в частности, чередования процессов роста и развития между зародышем и эндоспермом. В этих процессах можно выделить три этапа (Калинин, 1959): 1) преимущественное формирование эндосперма (Батыгина, 1974); 2) преимущественное развитие зародыша; 3) отложение запасных веществ в эндосперме, при этом количество азотистых веществ, углеводов,

соединений фосфора и калия снижается в эндосперме и увеличивается в зародыше.

Следует предположить, что селекция сортов пшеницы в зоне Юго-Востока на лучшую выполненность семян (Кумаков, 1971, 1980) одновременно способствовала отбору зерновок с более развитым зародышем, в частности, с лучшим развитием эмбрионального побега и корневой системы.

Литература

- Батыгина Т.Б. Эмбриология пшеницы. Л., 1974. 206 с.
- Калинин Ф.Л. Этапы эмбрионального развития растений // Рост растений. Львов, 1959. 495 с.
- Коновалов Ю.Б. Особенности метамеров различных частей колоса ячменя и пшеницы в свете представлений о причинах разноколосия // Известия ТСХА. М., 1975. Вып. 1. С. 64-76.
- Коновалов Ю.Б. Формирование продуктивности колоса яровой пшеницы и ячменя. М., 1981. 176 с.
- Кумаков В.А. Эволюция показателей фотосинтетической деятельности яровой пшеницы в процессе селекции и их связь с урожайностью и биологическими особенностями растений: Автореферат дис. ... докт. биол. наук. Л., 1971. 50 с.
- Кумаков В.А. Физиология яровой пшеницы. М.: Колос, 1980а. 207 с.
- Морозова З.А. Основные закономерности морфогенеза пшеницы и их значение для селекции. М., 1986. 164 с.
- Ростовцева З.П. Рост и дифференцировка органов растения. М., 1984. 152 с.
- Степанов С.А. Функциональная изменчивость апикальной меристемы побега пшеницы в связи с продуктивностью сорта: Автореф. дисс... канд. биол. наук. М., 1991а. 20 с.
- Степанов С.А. Некоторые особенности формирования колоса яровой пшеницы в условиях Юго-Востока // Вопросы биохимии и физиологии растений и микроорганизмов. Саратов, 1991б. С. 62-66.
- Строна И.Г. Проблемы семеноведения и семеноводства на современном этапе // Селекция и семеноводство. Киев, 1984. № 56. С. 85-88.
- Строна И.Г., Родченко В.Н. Разнокачественность семян пшеницы и ячменя в пределах колоса и её связь с продуктивностью // Селекция и семеноводство. Киев, 1984. Вып. 57. С. 81-85.
- Эсау К. Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980. Т.1,2. 558 с.
- Bewley D.J., Black M. Seeds: physiology of development and germination // New York, London, Plenum press. 1985. 367 p.
- Bousewinkel F.D., Bouman F. The seed: structure // Embriol. Angiosperms, Berlin e.a. 1984. P. 567-610.