

УДК 633:12:631.547

**ОСОБЕННОСТИ РОСТОВЫХ ПРОЦЕССОВ ГЛАВНОГО ПОБЕГА  
И ЕГО АССИМИЛЯЦИОННОЙ ПОВЕРХНОСТИ У МУТАНТОВ  
ГРЕЧИХИ ОБЫКНОВЕННОЙ**

**Л.П. БОЧКАРЕВА,  
А.Н. БОЧКАРЕВ – кандидаты с.-х., наук, Каменец-  
Подольский ГСХИ**

Рост – это один из ведущих процессов онтогенеза растения, который обеспечивает реализацию генотипа в процессе его органогенеза (1). Как и другие процессы жизнедеятельности растения, он организован во времени и в пространстве, что внешне выражается в периодических колебаниях его основных показателей: интенсивности, направленности и локализации.

Изучение показателей интенсивности ростовых процессов может внести определенный вклад в селекцию. Так, например, скорость листообразования и скорость роста площади ассимиляционной поверхности являются одним из диагностических признаков на продуктивность растения. Скорость листообразования это так же косвенный показатель активности фотосинтетического аппарата и распределения ассимилятов на рост надземных органов (2).

Визуально было подмечено, что уже на ранних этапах развития растений, между отдельными мутантами гречихи наблюдались различия в росте побегов и их облиственности. В связи с этим была поставлена цель – провести сравнительное изучение морфологически контрастных мутантов по ростовым процессам главного побега и листьев на нем.

**МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ**

В изучение взяты мутанты гречихи из различных морфологических групп коллекции (табл.1), различающиеся по периоду вегетации, высоте и габитусу растения в целом.

Мутанты выращивали в полевых условиях на четырехрядковых делянках площадью 2,7 м<sup>2</sup>. В качестве стандарта использовали районированный сорт Виктория, который для мутантов являлся и исходным сортом. Для анализа, во втором ряду делянки, в фазу 3-х листьев, этикировали по 20 случайно взятых растений. Все показатели фиксировали в динамике по периодам развития растений, начиная с фазы бутонизации и далее: в массовое (полное) цветение, разгар цветения, затухание цветения и в период уборочной спелости (75%). В каждую фазу проводили измерения: высоту главного побега, длину и ширину листовых пластинок на нем,

подсчитывали число листьев. Площадь листовой пластинки определяли по Кожемяченко (9).

Изучение показало, что закономерности роста органов по годам сохраняются, поэтому мы сочли возможным рассматривать результаты по одному году.

Хотя в исследование было взято 18 форм, однако отдельные из них, в той или иной степени, приближались к кривым, изображенным на рисунках 1-3. В связи с этим сравнительный анализ показан на 7 мутантах (табл.1), достаточно контрастных как морфологически, так и по характеру ростовых процессов. РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ.

Рост главного побега. Исследуя динамику роста главного побега гречихи мы обнаружили дифференциацию в продолжительности отдельных фаз развития, равно как и роста в тех же фазах. Некоторое смещение фазы бутонизации в сторону уменьшения наблюдается у детерминантов (табл. 1)ив сторону увеличения – у гигантов. Причем, смещение фазы бутонизации у гигантов значительное по сравнению с остальными изучаемыми формами, продолжительность этого периода в среднем более чем в полтора раза длиннее.

Таблица 1 – Продолжительность фаз развития у мутантов гречихи, (сутки)

Номер по кат. К-ПСХИ	морфогруппа	Межфазные периоды*				
		1	2	3	4	5
St	Виктория	22	14	10	17	14
05	Карлик	23	14	14	13	15
0221	Карлик	23	14	19	10	13
0302	Низкорослая	22	13	10	17	11
0427	Детерминант	18	14	14	17	14
0396	Viridis	23	15	14	20	10
0383	Гигант	37	22	14	15	17

- \*/ – всходы- бутонизация  
2 – бутонизация-массовое цветение  
3 – массовое цветение-разгар цветения  
4 – разгар цветения-затухание цветения  
5 – затухание цветения-уборочная спелость

Ход изменения высоты главного побега в процессе вегетации показал, что заметные различия между отдельными мутантами наблюдаются уже в период всходы-бутонизация, здесь явно выде-

ляются три типа роста – карлики (К. 0221, К. 05) с высотой главного побега 5-7 см, гиганты (К. 0383) – высота которых 41-42 см и остальные формы - высота которых колеблется в пределах 11-19 см (рис. 1). Наиболее интенсивно в этот период росли гиганты (К. 0383), а минимум скорости роста отмечен у карликов – их прирост за фазу составляет 5-7 см. Эти же закономерности сохраняются и при прохождении последующих фаз развития, вплоть до разгара цветения. В дальнейшем положение несколько меняется, так в период разгар цветения-затухание, когда у всех мутантов темпы роста снижаются почти вдвое, формы типа *viridis* (К. 0396) продолжают интенсивно расти (рис. 1). В данной фазе у них самый высокий прирост (3.5-4.3 см) из всех мутантов. Снижение темпа роста у *viridis* наступает с фазы затухания цветения, но к моменту уборки растения обладают еще значительным темпом роста в высоту. Подобные особенности в росте у хлорофильных мутаций типа *viridis* были отмечены и ранее (4). В последнюю фазу развития скорость роста снижается, наиболее ярко это выражено у скороспелых и карликовых мутантов. Прирост высоты за этот период у них составляет 1-5 см.

Анализируя рост главного побега можно отметить, что наиболее высокая скорость роста наблюдается до разгара цветения, поскольку в дальнейшем основная часть ассимилянтов идет на рост генеративных органов (семян), рост побега замедляется. Максимум скорости роста у морфологически резких форм (карлики; гиганты) приходится на межфазный период от бутонизации до массового цветения, среднесуточный прирост в эту фазу составляет у гигантов 3,0-3,5 см, у карликов 0,5-1,2 см (табл. 2). У мутантов с обычным габитусом фаза максимума роста сдвинута на период от массового цветения до разгара цветения, среднесуточный прирост у них составляет 2-4 см. Фаза минимума роста наступят в период от затухания цветения до созревания, среднесуточный прирост здесь минимальный – от 0,1 до 0,7 см.

Закономерности в темпе роста, выявленные в наших исследованиях, для мутантов без существенных отклонений в габитусе, согласуются с результатами М. Рушковского (5), полученными на различных сортах и популяциях гречихи.

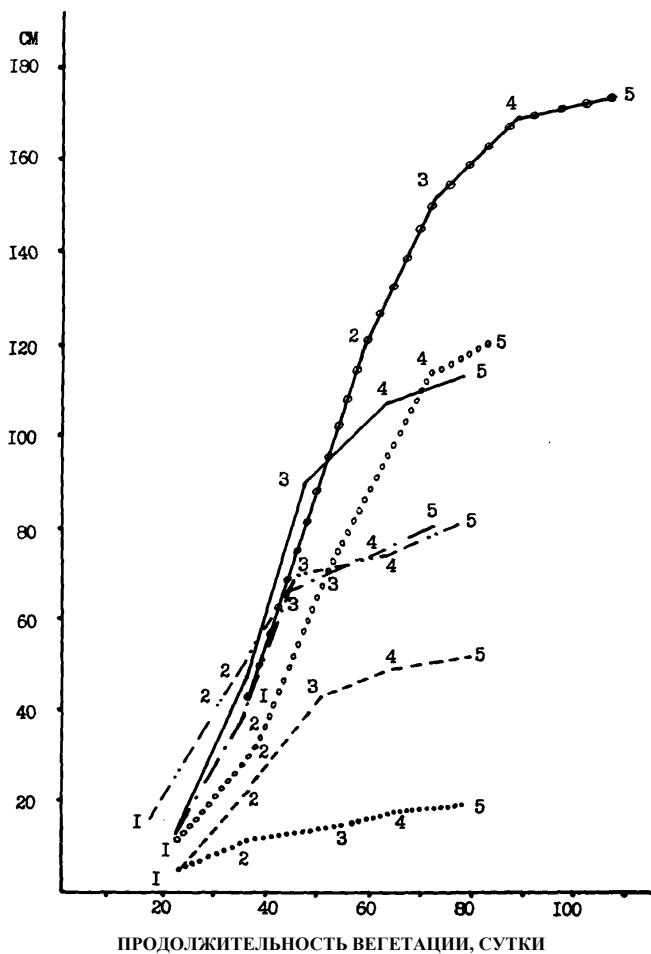


Рисунок 1. Динамика роста главного побега у мутантов гречихи.

стандарт Виктория  
 К. 05, карлик тип Надежда  
 К. 0221, карлик тип Малыш  
 К. 0302, низкорослая форма  
 К. 0427, детерминант  
 К. 0396, viridis  
 К. 0383, гигант

Фазы развития  
 1 – бутонизация  
 2 – массовое цветение  
 3 – разгар цветения  
 4 – затухание цветения  
 5 – уборочная спелость

Таблица – Среднесуточный прирост главного побега в высоту и площади листьев на нем мутантов гречихи по периодам развития мутантов гречихи

Номер по катал. К-ПСХИ	ПЕРИОДЫ РАЗВИТИЯ*									
	прирост высоты побега, см					прирост площади листьев, см <sup>2</sup>				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
St	0,6	2,5	4,2	1,1	0,4	2,5	8,0	4,4	1,7	-4,0
05	0,2	1,3	1,5	0,4	0,2	1,6	6,4	4,2	1,8	2,0
0221	0,2	0,5	0,2	0,3	0,1	0,9	3,6	0,7	2,5	1,5
0302	0,6	1,8	2,9	0,8	0,7	2,2	5,1	5,1	2,1	1,0
0427	0,9	2,0	1,8	0,3	0,4	2,6	5,1	2,1	1,7	-0,5
0396	0,5	1,4	2,7	2,2	0,6	2,5	9,2	8,5	-4,1	-1,6
0383	1,1	3,5	2,2	1,1	0,3	7,4	14,9	2,0	-9,9	-20,6

\* Расшифровку цифровых символов (1-5) смотри в табл. 1

Анализируя рост главного побега в высоту, при данном наборе генотипов, выявлены три наиболее контрастных типа (рис. 1):

- 1) – плавный, замедленный рост во все фазы развития, а с разгара цветения кривая практически выходит на "плато" (карлик К. 0221);
- 2) – очень высокий темп роста до затухания цветения, а перед созреванием интенсивность роста заметно снижается (гигант К. 0383);
- 3) – высокий темп роста во все фазы развития (viridis К. 0396).

Остальные мутанты и стандарт Виктория, показанные на графике, имеют свои некоторые особенности, однако они не столь контрастны. В той или иной степени эти формы в отдельные фазы развития приближаются к выше описанным типам.

Листообразование. Первый лист у гречихи появляется через 5-7 суток после всходов, последующее листообразование идет до созревания растений. Продолжительность жизни листа колеблется около 50 суток (6) с размахом 35-58 суток (7). Число листьев на побеге (и облиственность вообще) зависит от генотипа и условий выращивания.

В наших исследованиях анализ скорости образования листьев показал как общие закономерности, присущие всем изучаемым мутантам, так и частные моменты, характерные для отдельных форм. Установлено, что наибольший прирост числа листьев приходится в первый межфазный период – всходы-бутонизация (рис. 2). В эту фазу почти все мутанты вступают с 3-4 листьями, исключение составляют гиганты и форма viridis, у которых к моменту бутонизации на побеге образуются 7-8 листьев. Наличие большого числа листьев здесь объясняется более продолжительным периодом от всходов до бутонизации (36-37 суток) нежели у остальных мутантов (табл. 1).

Непрерывное увеличение числа листьев на стебле продолжается до разгара цветения (рис. 2). В фазе затухания цветения происходит дифференцировка изучаемых мутантов – у одних (карлики, низкорослые) продолжается незначительное увеличение числа листьев, у других (viridis St.) – снижение. У детерминантов (К. 0427) число листьев остается на прежнем уровне, т.е. число опавших листьев компенсировалось вновь образованными. Таким образом, фазу затухания цветения можно признать критической по листообразованию у гречихи. В зависимости от генотипа наблюдается три основных явления: увеличение числа листьев, снижение их и состояние равновесия, когда число листьев находится на уровне предыдущей фазы развития. В последнем случае работает закон компенсации между числом опавших листьев и вновь образованных.

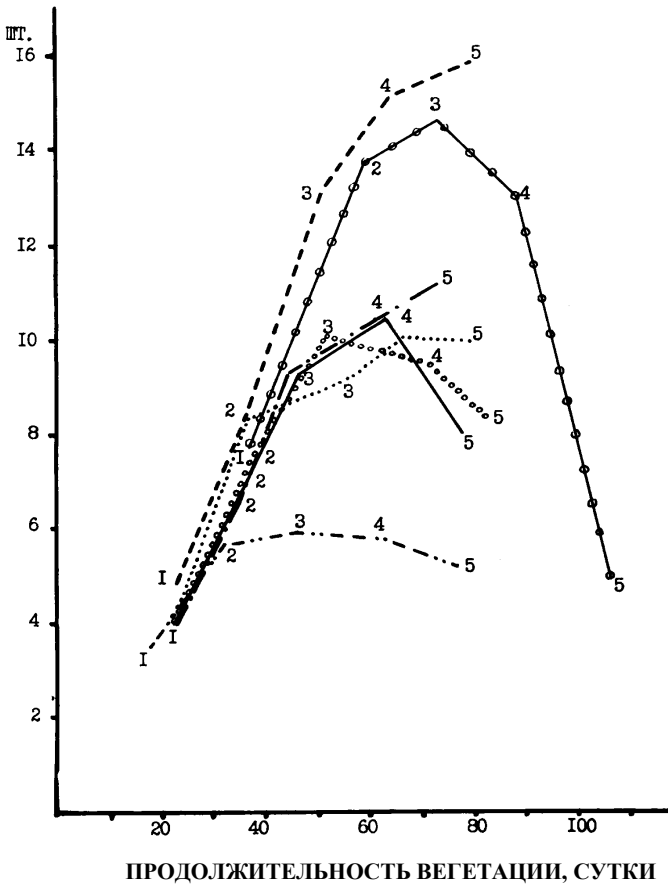


Рисунок 2. Динамика нарастания числа листьев на главном побеге у мутантов гречихи.

стандарт Виктория  
 К. 05, карлик тип Надежда  
 К. 0221, карлик тип Малыш  
 К .0302, низкорослая форма  
 К. 0427, детерминант  
 К. 0396, viridis  
 К .0383, гигант

Фазы развития  
 1 – бутонизация  
 2 – массовое цветение  
 3 – разгар цветения  
 4 – затухание цветения  
 5 – уборочная спелость

В последний межфазный период (затухание цветения-спелость) число листьев на главном побеге снижается, исключая карлик (К. 05) и низкорослую форму (К. 0302), у которых продолжается прирост (рис. 2). Следует отметить, что у этих мутантов мы не заметили опадения листьев, они сохраняются вплоть до уборки. У других форм от разгара цветения до спелости опадает от 1 до 6 нижних листьев побега, очень резкое снижение наблюдается у гигантов, они теряют от 5 до 17 листьев главного побега.

Явление листопадности у гречихи отмечено давно, вначале происходит постепенное пожелтение листа, обусловленное разрушением хлорофилла и, в связи с этим, другие пигменты листа, в особенности ксантофиллы и каротиноиды, становятся видимыми (лист желтеет). То есть происходит физиологическое явление - естественное старение листа. Постепенное старение листьев наступает в результате конкуренции за метаболизм и питательные вещества между старыми листьями в основании побега и молодыми, растущими листьями апикальной зоны (8).

Слишком высокую листопадность у гигантов можно объяснить необыкновенной мощностью (повышенная ветвистость, гигантизм) растений. В связи с этим наблюдается более серьезная конкуренция, чем у обычных форм, за питательные вещества, и в этой конкуренции молодые листья имеют явное преимущество. Помимо борьбы за питание для нижних ярусов создаются так же экстремальные условия по освещенности. Сильно затененные базальные листья становятся "паразитами" для растения, поглощая продукты фотосинтеза из других частей, они расходуют их лишь для дыхания. Поэтому растение "избавляется" от таких листьев, как от балласта. Факт неопадения листьев (или опадение одного листа) у карликов, вероятно, объясняется способностью гиббереллинов эффективно задерживать старение листьев (8).

Ассимиляционная поверхность главного побега. Площадь листьев у гречихи находится в подвижном состоянии. Сначала она в целом увеличивается за счет появления новых листьев и роста появившихся ранее. Затем листовая поверхность, достигнув какого-то максимального значения, может уменьшиться из-за потери растением определенного числа листьев, т.е. площадь увеличивается, когда прирост листьев больше гибели и уменьшается, когда величина потери листьев не покрывается их приростом.

Анализ динамики роста листовой поверхности показал, что максимальное значение этого показателя у различных мутантов приходится на разные фазы развития. Прежде всего это объясняется достаточно контрастным габитусом мутантов, который опре-



деляется ветвистостью, высотой побега, числом и размером листьев на нем и др.

Наибольшая площадь листьев у гигантов наблюдается в фазу массового цветения и удерживается почти на прежнем уровне до фазы разгара цветения (рис. 3). У карликовых (К. 05, К. 0221) и низкорослых (К. 0302) форм максимум приходится на последнюю фазу развития. Способность этих мутантов формировать максимальную листовую поверхность на главном побеге перед созреванием объясняется их особенностью сохранять все (или почти все) листья побега до уборки.

У *viridis* (К. 0396) максимум листовой поверхности приходится на фазу разгара цветения. Остальные формы наибольшую площадь листьев формируют в фазу затухания цветения. К концу вегетации ассимиляционная поверхность главного побега у большинства мутантов уменьшается. Это связано с усыханием (снижение тургора, падение оводненности клеток), а так же опадением нижних, наиболее крупных листьев.

Переходы от состояния замедленного роста листовой поверхности к более интенсивному и наоборот, от интенсивного к слабому нарастанию происходят либо скачкообразно, либо сравнительно плавно. Наглядно это демонстрируют кривые, представленные на рис. 3.

Нарастание листовой поверхности у гиганта (К. 0383) проходит по типу достаточно крутой двускатной кривой с максимальным проявлением признака ( $602 \text{ см}^2$ ) в фазу массового (полного) цветения и крайне резким спадом в разгар цветения (что объясняется очень большой потерей числа листьев). Похожая кривая, но с вдвое меньшим абсолютным значением максимума ( $315 \text{ см}^2$ ) и в более позднюю фазу (разгар цветения), принадлежит мутанту *viridis* (К. 0396). Стандарт Виктория характеризуется более равномерным нарастанием ассимиляционной поверхности листьев, но с достаточно резким спадом в фазу затухания цветения. Плавным нарастанием площади листьев отличается карлик 0221. Похожая кривая, но на более высоком уровне, принадлежит детерминанту (К. 0427) с тем лишь различием, что в период созревания площадь листьев здесь несколько снижается. Очень близки кривые карлика типа Надежда (К. 05) и низкорослой формы (К. 0302), они идут почти параллельно. Максимальный среднесуточный прирост площади у всех мутантов приходится на период бутонизация-массовое цветение (табл. 2). В последующие фазы интенсивность роста снижается, а с наступлением затухания цветения этот показатель принимает отрицательное значение (исключая карлики).

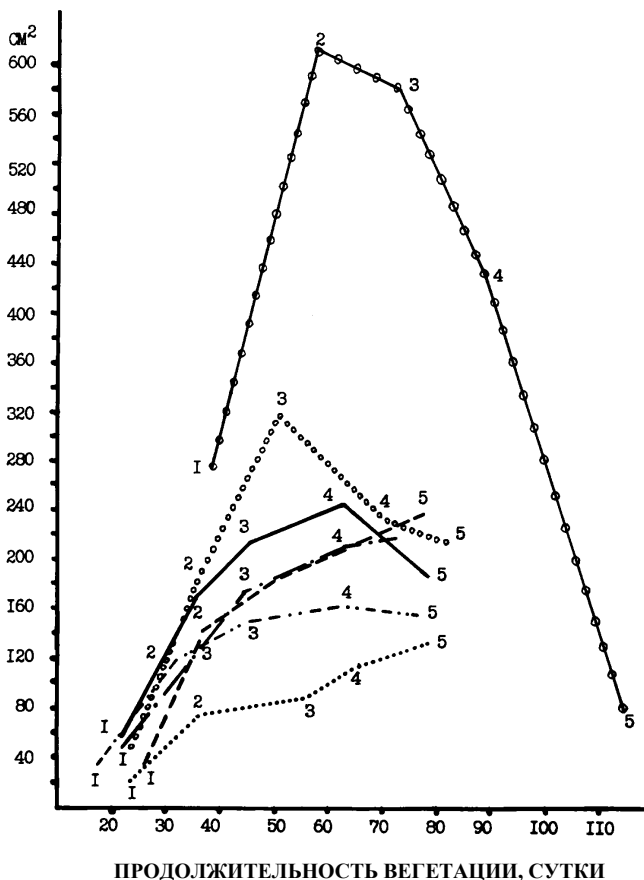


Рисунок 3 – Динамика нарастания площади листовой поверхности на главном побеге у мутантов гречихи.

стандарт Виктория  
 К. 05, карлик тип Надежда  
 К. 0221, карлик тип Малыш  
 К. 0302, низкорослая форма  
 К. 0427, детерминант  
 К. 0396, viridis  
 К. 0383, гигант

Фазы развития  
 1 – бутонизация  
 2 – массовое цветение  
 3 – разгар цветения  
 4 – затухание цветения  
 5 – уборочная спелость

В разрезе фаз вегетации как повышение темпов роста, так и снижение их, проходит не одинаково. У гигантов среднесуточный прирост в два первых межфазных периода составляет соответственно 7-8 и 15 см<sup>2</sup> (табл. 2). Это самый значительный прирост листовой поверхности из всех изучаемых мутантов. Минимальным приростом (0.9; 3.6 см<sup>2</sup>) в эти фазы отличается карлик 0221 (Малыш). У форм с более коротким вегетационным периодом (скороспелые, низкорослые, детерминанты) в фазу максимума прирост составляет 5-6 см<sup>2</sup> в сутки (самый малый, исключая карлик 0221). У остальных мутантов это значение в большей или меньшей степени приближается к стандарту (табл. 2). **ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

Таким образом, анализ динамики роста главного побега, числа и площади листьев на нем позволил установить дифференциацию в продолжительности отдельных фаз развития, равно как и роста в тех же фазах. Наиболее контрастные различия ростовых процессов отмечены у гигантов и куликов.

Максимальная скорость роста главного побега у большинства форм приходится на период от массового до разгара цветения. В пределах этого периода прирост у различных мутантов варьирует от 20 до 50 см. Максимум прироста у гигантов и карликов наблюдается в период от бутонизации до массового цветения и составляет соответственно 60-78 и 6-17 см. К периоду созревания рост главного побега в высоту прекращается.

Кривые темпа роста побега показали три основные типа; плавный замедленный рост во все фазы развития, а с фазы разгара цветения кривая практически выходит на "плато" (карлик 0221); чрезвычайно высокий темп роста с последующим медленным нарастанием (гиганты) и высокий темп роста во все фазы развития (*viridis*).

По листообразованию, в зависимости от генотипа, наблюдается три момента: увеличение числа листьев, снижение их числа и состояние равновесия, когда число листьев находится на уровне предыдущей фазы развития. В данной ситуации работает закон компенсации между числом опавших и вновь образованных листьев. Гиганты характеризуются очень сильным опадением базальных листьев. Карликовые мутанты отличаются способностью сохранять все листья до спелости.

У мутантов с различной морфоконструкцией растения максимум листовой площади главного побега приходится на разные фазы развития, но у большинства в затухание цветения. Максимальный среднесуточный прирост площади листьев у всех мутантов приходится на период бутонизация-массовое цветение. В связи с

усыханием, а так же опадением нижних, наиболее крупных листьев, у большинства форм ассимиляционная поверхность к периоду созревания уменьшается. У некоторых остается на прежнем уровне или даже незначительно увеличивается.

Переходы от состояния замедленных ростовых процессов листовой поверхности к их активации и наоборот, от интенсивного к слабому нарастанию, у мутантов происходят либо скачкообразно, либо относительно плавно.

#### БИБЛИОГРАФИЯ

1. Шевелуха В.С. Рост, как показатель адаптивных возможностей растений и посевов и использование его характеристик в селекции растений. //Регуляция адаптивных реакций сельскохозяйственных растений. -Кишинев, 1987. -С. 3-11.

2. Образцов А.С. Биологические основы селекции растений. М.: Колос.- 1981.- 271 с.

3. Кожемяченко Е.А., Пыхтина М.А., Гулькина Н.В., Каминская С.А. Определение площади несрезанных листьев баклажанов и гречихи по их параметрам. //Метеорология, климатология и гидрология. -Киев, Выща школа.- 1975.- ^ II.- С. 12-15.

4. Роик Н.В. Использование совместного действия гамма-излучения и химических мутагенных веществ для создания исходного материала в селекции гречихи: "Автореф. дисс. на соиск. уч. степени канд. с.-х. наук".- Кишинев, 1978.- 19 с.

5. Ruszkovski M. Studia had gruka CZ. VIII. Banania had wzrostem i rozwojem. //Hodowla roslin aklimatyzacja i nasiennietwo. 1959.- Т. 3.- Z.1.- С. 105-119.

6. Кротов А. С. Гречиха – Fagopyrum Mill. //Культурная флора. Крупяные культуры: в 21 т.- Л.:Колос, 1975.- Т.3.- С.7-118.

7. Астафьев А.М. Роль листьев в формировании урожая зерна гречихи. //Тр. Института /Пермский сельскохозяйственный институт им. Д.Н. Прянишникова.- 1969.- Т. 51.- С. 3-15.

8. Уоринг Ф., Филлипс И. Рост растений и дифференцировка: Пер. с англ.- М.: Мир, 1984.- 511 с.