

Мурашев Владимир Владимирович, Морозова Зоя Алексеевна

ПШЕНИЦА И ЕЕ ДИКИЕ СОРОДИЧИ: 5. МОРФОГЕНЕЗ TRITICUM PERSICUM VAV. (ГЕНОМ А UB), AEGILOPS TAUSCHII COSS. (ГЕНОМ D) И ГЕКСАПЛОИДНЫХ ВИДОВ ПШЕНИЦЫ (ГЕНОМ А UBD)

В статье излагается фактический материал по сопоставлению особенностей морфогенеза растений тетраплоидного вида *T. persicum* - носителя генома А uВ, диплоидного вида *Ae. tauschii* - носителя генома D и гексаплоидных видов - носителей генома А uBD. Многолетние исследования показали: при однопорядковом типе формирования структурной (метамерной) организации растений сравниваемых видов (однотипная архитектурная модель) видовая специфика жизненных форм, или габитусов, растений определяется особенностями их геномов.

Адрес статьи: www.gramota.net/materials/1/2015/12/27.html

Статья опубликована в авторской редакции и отражает точку зрения автора(ов) по рассматриваемому вопросу.

Источник

Альманах современной науки и образования

Тамбов: Грамота, 2015. № 12 (102). С. 106-114. ISSN 1993-5552.

Адрес журнала: www.gramota.net/editions/1.html

Содержание данного номера журнала: www.gramota.net/materials/1/2015/12/

© Издательство "Грамота"

Информация о возможности публикации статей в журнале размещена на Интернет сайте издательства: www.gramota.net

Вопросы, связанные с публикациями научных материалов, редакция просит направлять на адрес: almanac@gramota.net

УДК 581.14:633.11+633.289

Биологические науки

В статье излагается фактический материал по сопоставлению особенностей морфогенеза растений тетраплоидного вида *T. persicum* – носителя генома **A^uB**, диплоидного вида *Ae. tauschii* – носителя генома **D** и гексаплоидных видов – носителей генома **A^uBD**. Многолетние исследования показали: при однопорядковом типе формирования структурной (метамерной) организации растений сравниваемых видов (однотипная архитектурная модель) видовая специфика жизненных форм, или габитусов, растений определяется особенностями их геномов.

Ключевые слова и фразы: морфогенез; апикальные меристемы; метамер (фитомер); примордий листа; зачаточный главный побег; регуляторные процессы; геном; жизненная форма; габитус.

Мурашев Владимир Владимирович, к. биол. н.

Морозова Зоя Алексеевна, д. биол. н.

Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова

vvmur@hotmail.ru; z.a.morozova@mail.ru

**ПШЕНИЦА И ЕЕ ДИКИЕ СОРОДИЧИ: 5. МОРФОГЕНЕЗ *TRITICUM PERSICUM* VAV.
(ГЕНОМ **A^uB**), *AEGILOPS TAUSCHII* COSS. (ГЕНОМ **D**)
И ГЕКСАПЛОИДНЫХ ВИДОВ ПШЕНИЦЫ (ГЕНОМ **A^uBD**)[©]**

Считается, что тетраплоидные и гексаплоидные виды пшеницы являются естественными аллоплоидами от скрещивания диплоидных и тетраплоидных пшениц с отдельными видами рода *Aegilops*. При этом гексаплоидные виды пшеницы возникли при спонтанном скрещивании, возможно уже в историческое время – в голоцене [10, с. 119], культурного тетраплоида с *Ae. tauschii* Coss (= *Ae. squarrosa* L.) [3, с. 27, 29]. И, таким образом, в ареале *Ae. tauschii* возник первый гексаплоид, давший начало пшенице свайных построек *T. antiquorum* (Heer) Udachin. Геном **D** в сочетании с двумя первыми геномами (**A^uB**) обеспечил ей большое внутривидовое разнообразие и расширение ареала, благодаря повышенной приспособляемости к условиям среды, появлению озимых форм. Первоначальная догадка о подобном пути возникновения гексаплоида с геномом **A^uBD** принадлежит Н. Кихара и Ф. Лилиенфельд [Там же, с. 28].

Коллективом лаборатории под руководством академика В. Г. Конарева [5, с. 36-38] было 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 [3, с. 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.) [Там же, с. 234]. *T. persicum*, возникшая мутационно от *T. dicoccum*, приобрела фактор **Q**. Этот фактор имел огромное эволюционное значение, обеспечив голозерность главного хлеба человечества – пшеницы мягкой [Там же, с. 26, 28]. Геном **D**, внесенный в тетраплоидную пшеницу зародышевой плазмой *Ae. tauschii*, обусловил хорошие хлебопекарные свойства мягкой пшеницы и озимый тип вегетации. Отрицательным свойством является поражаемость этого вида бурой ржавчиной [4].

Задачей данной работы было на основе многолетних наблюдений вегетирующих однолетних злаков сопоставить особенности морфогенеза потомков тех видов, которые могли в отдаленные времена участвовать в спонтанном скрещивании: тетраплоидного вида *T. persicum*, 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 мы неоднократно получали из Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства имени Н. И. Вавилова. Приносим сотрудникам института глубочайшую благодарность.

Для понимания особенностей формирования структурной организации сравниваемых видов изложим наши представления о закономерностях формирования побегового тела у пшеницы, полученные в результате многолетних исследований сотрудников лаборатории [6, с. 162; 7].

Основным структурным морфологическим элементом побегов пшеницы, как и других высших растений, является метамер (фитомер). Формирование метамеров – это органогенная функция всех побеговых апикальных меристем растения. Сформированный метамер состоит из трех взаимосвязанных элементов – зачатка листа (примордия), зачатка узла и междоузлия (инсерционного диска) и гистологического центра пазушной почки. Побег пшеницы строится как цепь зачатков метамеров надставкой одного над другим, т.к. их заложение опережает развертывание зачаточных структур в функционирующие органы растения.

Апикальная меристема зародышевой почки формирует зачаточный главный побег растения – метамерную матрицу растения. Таким образом, плюмула зерновки – это зачаток первичного [10, с. 173-181] или главного побега будущего растения, уже имеющий у пшеницы апикальную меристему и три сформированных ею фитомера (I этап органогенеза). При прорастании зерновки элементы уже заложенных фитомеров, и прежде

всего листовые примордии, разворачиваются в функционирующие органы, а в субапикальной зоне конуса нарастания проростка начинают отчленяться новые фитомеры. В период вегетативного органогенеза закладываются фитомеры вегетативной зоны зачаточного главного побега, а при переходе растения к префлоральному и флоральному органогенезу – фитомеры генеративной зоны (будущего соцветия) [6, с. 12-17]. Формированием верхушечного колоска сложного колоса пшеницы апикальная меристема главного побега прекращает свою деятельность, хотя растение продолжает еще функционировать вплоть до завершения своего жизненного цикла развития. Апекс главного побега растения выступает как структура, регулирующая деятельность всех побеговых меристем растения. Таким образом, конкретный габитус растения определяется ритмичной процессом разворачивания элементов фитомеров зачаточного главного побега в функционирующие органы.

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

***T. persicum* Vav. ex Zhuk. (*T. carthlicum* Nevski), пшеница персикум (синонимы: карталинская; дика) 2n=28. Геном А²В.** Открыта в 1912 году Н. И. Вавиловым. *T. persicum* является древнейшим видом. По некоторым данным, возникновение *T. persicum* относится к 6500-6000 годам до н.э. Как показал член-корреспондент Л. Л. Декапрелевич [2], этот вид обитает в Турции, Закавказье, Армении, Грузии. Возделывается он 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 [3, с. 28]. Первичная форма *T. persicum*, возникшая мутационно от *T. dicocum*, приобрела фактор **Q** в хромосоме 5А, который ответственен 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 гг. посева проводили на опытном поле Ботсада МГУ.

На Рис. 1 представлены внешний вид (а) и структурная организация (б) растений двух разновидностей *T. persicum* на 28-й день вегетации в 1981 г. К этому сроку у обоих образцов *T. persicum* на главных побегах сформировалось по 8 вегетативных фитомеров. Растения var. *fuliginosum* находились на вегетативной фазе развития, а var. *stramineum* приступили к префлоральному органогенезу. Разворачивание элементов фитомеров зачаточного главного побега в функционирующие органы шло более интенсивно у растений разновидности *stramineum* – почки нижних фитомеров тронулись в рост, появились побеги кушения.

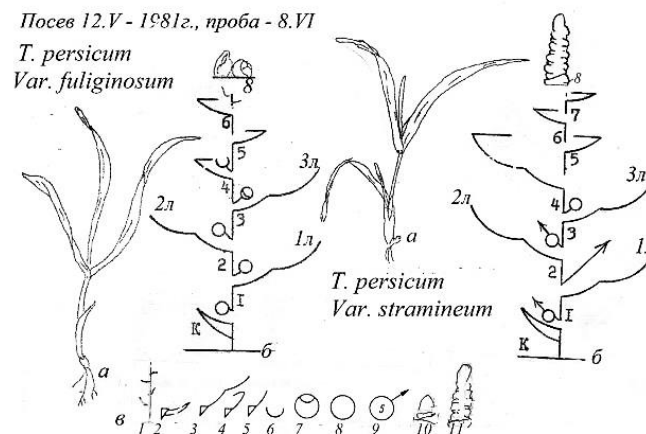


Рис. 1. Схема метамерной структуры двух разновидностей *T. persicum* на 28-й день вегетации (а, б);

б – условные обозначения элементов фитомеров: 1 – узлы и междоузлия главного побега; 2 – coleoptиле (предлист); 3 – развернутый лист; 4 – колпачковый примордий; 5 – воротничковый примордий; 6 – недифференцированный бугорок почки; 7 – незрелая почка; 8 – зрелая почка; 9 – растущая почка; 10 – конус нарастания на III этапе; 11 – конус нарастания на IV этапе. Звенигородская биостанция МГУ

Более детально картина морфогенеза растений *T. persicum* (var. *stramineum*) посева 2005 г. представлена на Рис. 2. На схеме (Рис. 2 А) показана метамерная структура растений на 20-й день от посева. На зачаточном главном побеге заложилось 8-9 вегетативных фитомеров и 4 пазушные почки. В листья развернулись листовые примордии двух нижних фитомеров. Такая метамерная структура отмечена у всех растений посева.

На схеме (Рис. 2 Б) представлены типы растений в конце вегетации. Метамерная, однотипная структура вегетативной сферы растений, заложенная на ранних этапах органогенеза, реализуется у отдельных растений посева неодинаково.

В наших опытах у *T. persicum* генеративная фаза развития наступала на 18-22-й день от посева. Весь период формирования колосковых бугорков зачаточного колоса, IV-V этапы органогенеза побега [6, с. 112, 113], длился в разные годы от 6-ти до 9-ти дней. За это время в соцветии закладывалось в среднем по 14 колосков. На схеме (Рис. 2 В) приведены зарисовки колосков от момента появления колоскового бугорка до его созревания.

На схеме (Рис. 2 Г) приведены еще и биометрические данные созревших колосьев в урожае 2007 г. Длина колосьев варьировала от 6,2 до 9,0 см, а число колосков в колосе – от 12-ти до 15-ти.

Условия Подмосковья оказались достаточно благоприятными для развития *T. persicum*, всхожесть была высокая, растения развивались сильными, их было много, что позволило достаточно полно проследить и описать их морфогенез в течение всего цикла развития.

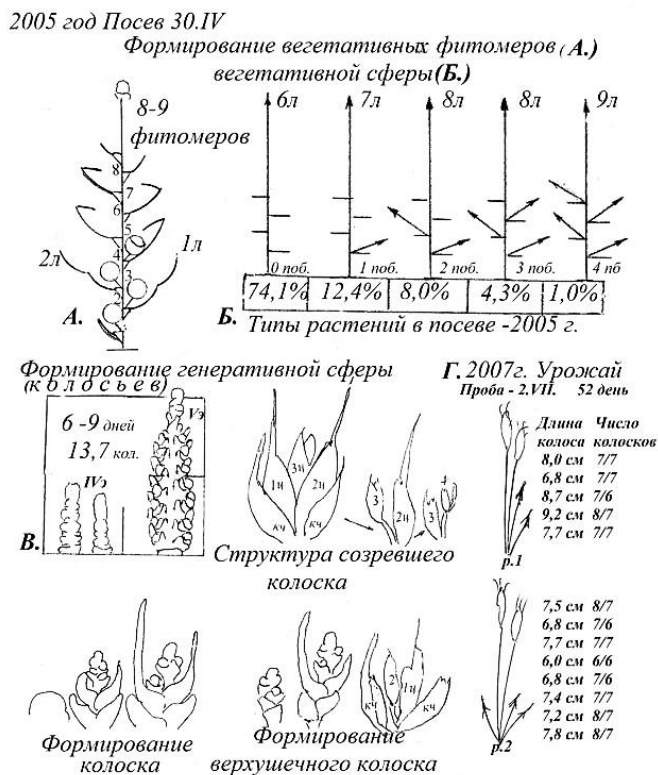


Рис. 2. Схема реализации морфогенеза растений *T. persicum* в посеве 2005 года, Ботанический сад МГУ. А – метамерная структура растений на 20-й день вегетации; Б – типы растений в конце вегетации; В – формирование генеративных фитомеров; Г – растения урожая 2007 г.

Ae. tauschii Cosson (*Ae. squarrosa* auct. non L.) 2n-14. Эгилонс (коленница) Тауши – один из родичей первичной гексаплоидной пшеницы. По представлениям члена-корреспондента Л. Л. Декаприлевича, геном D участвовал в образовании пшениц мягкой и маха.

Коленница Тауши – однолетник 20-40 см высотой. Колос – линейный или цилиндрический. Колосковый стержень – ломкий (распадающийся на части с отдельными колосками). Верхний колосок – плодovitый. Зерновка сростается с цветковыми чешуями [1, 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 над формированием структуры растений коленницы Тауши с 1981 по 2010 гг. нами просмотрено 6 образцов. В 1982 г. растения были получены из Еревана. В 1994 г. из ВИРА мы получили колоски образца *Ae. tauschii* из Алма-Аты (р-н Иссык-Куля), в 2005 г. – из Турции, в 2008 г. – из Азербайджана, Армении, Ирана. Все образцы были или озимыми, или полуозимыми.

Высевали зерновки как весной, по мере поступления материала, так и в оптимальные осенние сроки. Климат Подмосковья не очень соответствовал вегетации южан. Всхожесть образцов была невысокая. В зимний период много растений погибло. Но многолетние наблюдения за вегетирующими растениями все-таки позволили выявить особенности морфогенеза растений этого вида.

На Рис. 3 Б представлена метамерная схема растений коленницы Тауша из Еревана (получены самолетом) и посева 1994 г. (А). Растения из Еревана находились на генеративной фазе развития. На главном побеге и на побегах кушения сформировались зачаточные колосья. По числу вегетативных фитомеров – восемь – это яровая форма, посеянная осенью.

В 1994 г. у формы коленницы, полученной из ВИРа, сформировалась довольно сложная метамерная структура растений. На 30-й день вегетации на главном побеге закладывалось 9-11 вегетативных фитомеров и два побега кущения, а к 60-му дню – 15 вегетативных фитомеров и 26 побегов кущения разных порядков. Форма – озимая. 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.

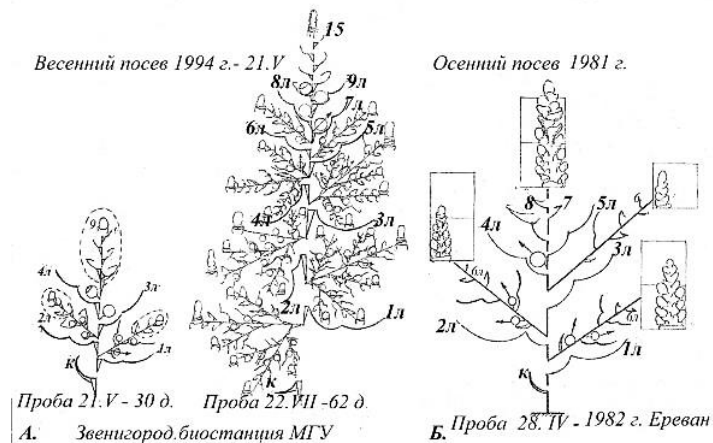


Рис. 3. Метамерная структура растений *Ae. tauschii*: А – на Звенигородской биостанции МГУ; Б – растений из Еревана. Обозначения элементов фитомеров – на Рис. 1

На Рис. 4 представлены метамерные схемы растений коленницы Тауша двух посевов 2005 г. При весеннем посеве в 2005 г. пробы брались три раза – на 11-й, 42-й и 98-й дни от посева. В первой пробе у растений развернулись в листья 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 примордии еще трех фитомеров, в побеги – две нижние почки.

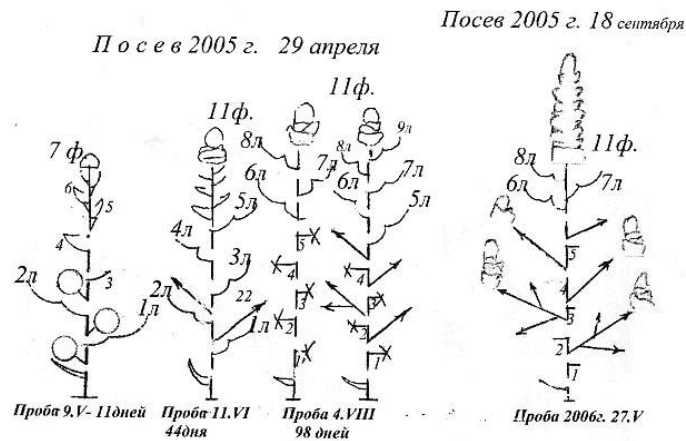


Рис. 4. Метамерная структура растений *Ae. tauschii* в посевах 2005 года

К 98-му дню вегетации у всех растений развернулось по 8-9 листьев. Почки развертываются в побеги не у всех растений. Большая группа растений осталась однопобеговыми. К сожалению, в течение зимы этот посев также 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.

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

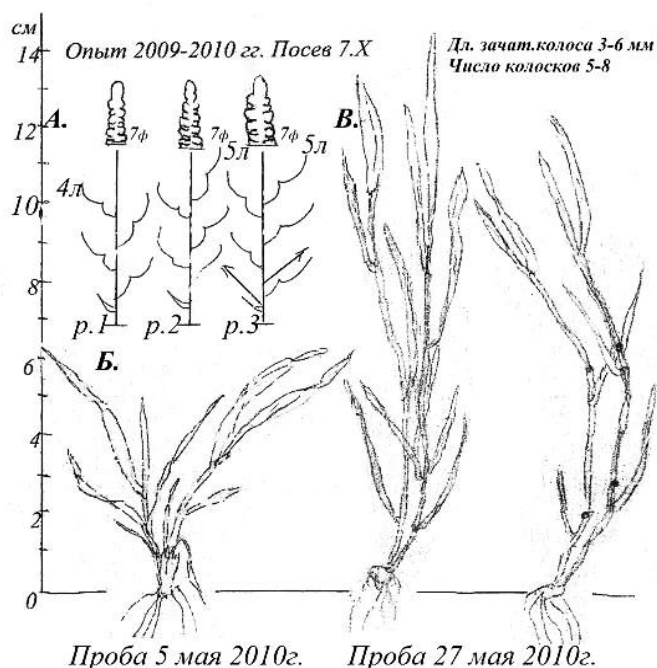


Рис. 5. Растения *Ae. tauschii* в посеве 2009-2010 гг.: А – метамерная структура растений в пробе 5 мая; Б – растения в пробе 5 мая; В – растения в пробе 27 мая

Исследования показали – тип формирования вегетативной зоны зачаточного главного побега у *Ae. tauschii* – такой же, как и у пшеницы, у яровых форм формируются 7-9 фитомеров, у полуозимых и озимых – от 11-ти до 15-ти. Как и у пшеницы, конкретное выражение и вегетативной, и генеративной сфер растения (его габитус) определяются регуляторными процессами вида.

В системе рода *Triticum* секция *Triticum* (геном A^{BD} , $2n=42$) представлена семью видами: *T. maha*, *T. spelta*, *T. vavilovii*, *T. compactum*, *T. aestivum*, *T. sphaerococcum*, *T. petropavlovskiyi*. Виды секции резко отличаются по фенотипу колоса (размерами колосьев, структурой колосков, их продуктивностью). Тритикологи ВИРа [3, 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. petropavlovskiyi*, а гена S – в *T. sphaerococcum*. Границы ареала произрастания и возделывания видов и в северном, и в южном полушарии – очень широки, охватывают разные экологические условия.

T. МАНА 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 считают *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*. Выделен 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, 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 и яровой, полуозимый, поздняя яровая, двуручки. Фенотип пшеницы

мягкой определяет наличие фактора Q. По вопросу о пути возникновения фактора Q у этой пшеницы нет единого мнения. В своих исследованиях мы придерживались точки зрения на происхождение мягкой пшеницы, изложенной в монографии «Культурная флора СССР» [Там же, с. 233-236].

T. SPHAEROCOCCUM PERCIV. – 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 этого вида.

T. PETROPAVLOVSKYI UDACZ. ET MIGUSCH. – пшеница Петропавловского. Род *Triticum* в 1970 г. пополнился новым видом – пшеница Петропавловского. Он доставлен в страну А. М. Горским в 1957 г. из Китая. Пшеница Петропавловского имеет гены P и Q, относящиеся к числу главных генов. По мнению авторов вида, пшеница Петропавловского могла возникнуть при мутационном появлении гена P у пшеницы мягкой. Экологически вид 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 нашей работе – одна и та же. Данные по формированию у гексаплоидных видов вегетативных фитомеров и развитию вегетативной сферы растений представлены на Рис. 6-8.

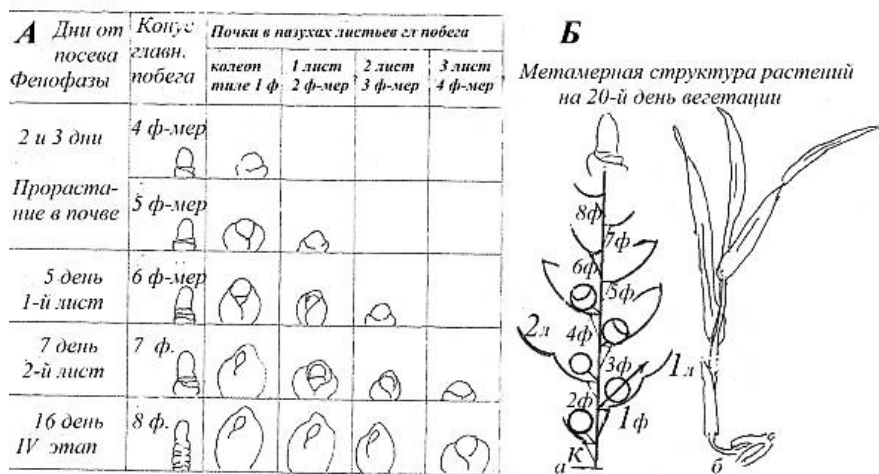


Рис. 6. Динамика формирования вегетативной зоны зачаточного главного побега: А – *T. aestivum*, сорт Родина. Накопление вегетативных фитомеров, формирование почек в процессе прорастания; Б – метамерная структура растений всех видов на 20-й день вегетации (а). Фенофаза – 2-3 развернутых листа (б)

Накопление новых вегетативных фитомеров на зачаточном главном побеге растений пшеницы начинается с момента прорастания (Рис. 6 А) и завершается в фенофазу 2-3-го листа (Рис 6 Б).

На Рис. 7 представлены данные метамерной структуры главных побегов анализируемых видов в посеве 2004 г. Многолетний анализ показал, что на начальных этапах вегетации и у яровых, и у озимых форм морфогенетические процессы – однотипны и их темпы – однопорядковы. К 20-му дню вегетации у всех сравниваемых видов полностью формируется вегетативная зона зачаточного главного побега и на четырех нижних фитомерах побега формируются почки.

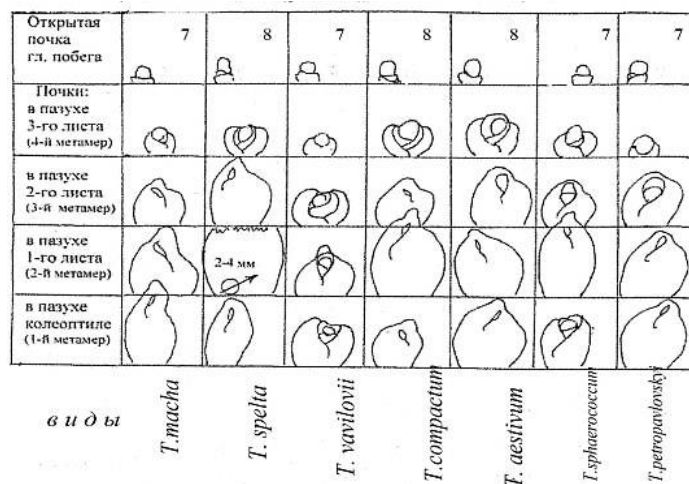


Рис. 7. Метамерная структура главных побегов гексаплоидных пшениц на 20-й день вегетации. Посев 2004 г.

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

Динамика разворачивания элементов фитомеров зачаточного главного побега в функционирующие органы и общий габитус растений – видоспецифичны, они определяются особенностями ростовых и регуляторных процессов (Рис. 8).

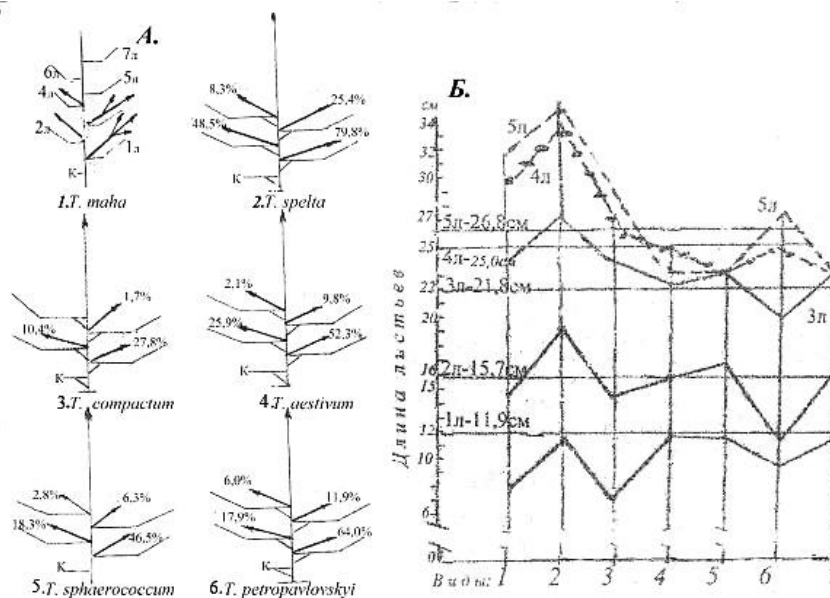


Рис. 8. Видовая специфика формирования вегетативной сферы растений:

А – разворачивание в процессе вегетации пазушных почек в побеге; *Б* – сопоставление у видов длины листьев главных побегов (варьирование длины листьев каждого яруса гексаплоидных видов относительно генеральных средних величин для всех видов рода – горизонтальные линии)

Формирование генеративных фитомеров и структуры колосьев представлены на схемах Рис. 9 и 10.

Первый блок – схема Рис. 9 – это зарисовки конусов нарастания видов на IV и V этапах органогенеза. На рисунках конусы нарастания увеличены в 20 раз по сравнению с действительными размерами и отражают видовые особенности формирования и развития генеративных структур в этот период онтогенеза. В квадратах наряду с изображением зачаточных соцветий для каждого вида приведены две цифры: верхняя – период формирования генеративных фитомеров (в днях), нижняя – число заложившихся колосков. Сопоставление этих данных у сравниваемых видов показывает, что префлоральный и флоральный органогенезы более видоспецифичны, чем формирование вегетативных фитомеров.

Данные на Рис. 10 свидетельствуют, что длина созревших колосьев (XII этап) и лимиты ее варьирования у *T. persicum* и пяти гексаплоидных видов, вызревших в одних и тех же условиях, – признаки, носящие индивидуальные особенности.

Органогенез у гексаплоидных видов пшениц, так же как и других видов этого рода, показывает, что видоспецифические черты морфогенеза проявляются и на вегетативной фазе развития растений, и, особенно, при разворачивании элементов фитомеров зачаточного главного побега в функционирующие органы.

Заключение

Завершая анализ представленного в статье материала, считаем необходимым напомнить, что задачей данной работы было сопоставить особенности морфогенеза потомков возможных 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 статье, показывают, что закономерности структурной организации растений у диплоидного вида эгилопса – те же, что и у тетраплоидной, и у гексаплоидных видов пшениц.

Закономерности структурной организации растений всех исследованных видов – однотипны. Для них характерна единая «архитектурная модель» [9, с. 112, 113].

Жизненные формы исследованных видов – видоспецифичны. Специфика габитуса, или жизненной формы, растений вида определяется: 1 – типом и темпом развития, присущими виду или форме (яровые, озимые, двуручки, 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), определяющих особенности разворачивания элементов фитомеров зачаточного главного побега в функционирующие органы; 3 – спецификой регуляторных процессов вида.

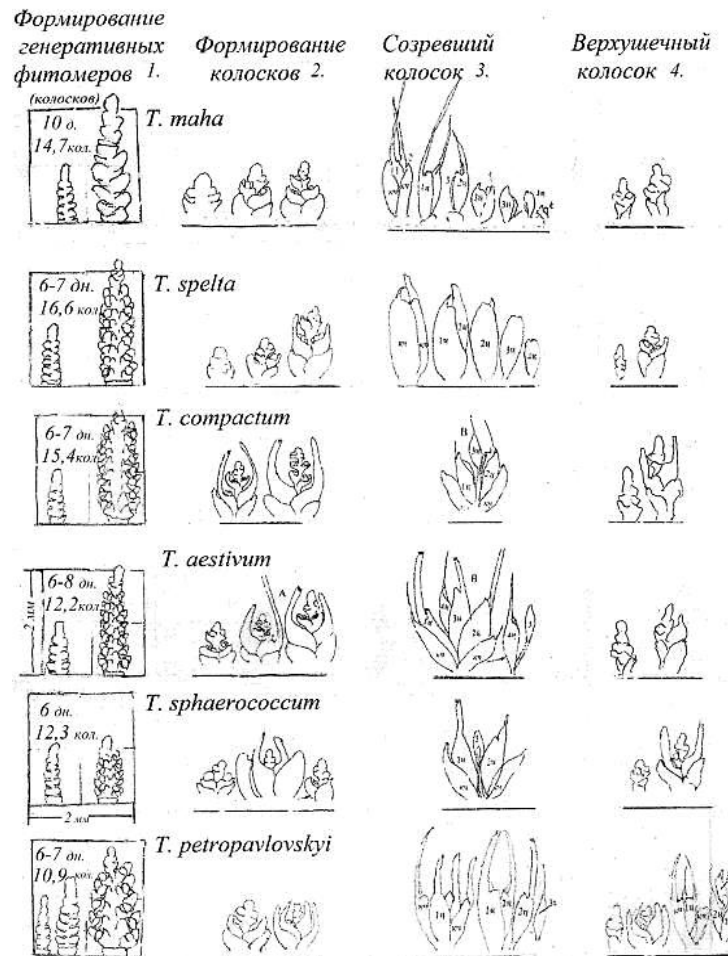


Рис. 9. Схема формирования генеративных фитомеров и колосьев у гексаплоидных видов. Посев 2005 г.

<i>T. persicum</i> (АнВ)	4,6	5,6	7,6
<i>T. spelta</i> (АнВD)		8,3	9,8
<i>T. compactum</i> (АнВD)	4,0	4,5	5,8
<i>T. aestivum</i> (АнВD)		5,1	6,3
<i>T. sphaerococcum</i>	4,0	4,7	5,6
<i>T. petropavlovskiyi</i>		9,5	10,6
Виды	3,0	4,0	5,0
	6,0	8,0	10,0
			12,0 см
	Пределы варьирования длины колосьев		

Рис. 10. Варьирование длины созревших колосьев у видов секции *Triticum*. Посев в Ботаническом саду МГУ, 2004 г.

Список литературы

1. Гандилян П. А. Определитель пшеницы, эгилопса, ржи и ячменя. Ереван: Издательство АН Армян. ССР, 1980. 283 с.
2. Декапрелевич Л. Л. К выяснению района возделывания персидской пшеницы *Triticum persicum* Vav. // Труды по прикладной ботанике и селекции / Всесоюзный институт прикладной ботаники и новых культур. Л., 1925. Т. 15. Вып. 1. С. 199-202.
3. Дорофеев В. Ф., Филатенко А. А., Мигушова Э. Ф., Удачин Р. А., Семенова Л. В., Якубцинер М. М. Культурная флора СССР / под общ. рук. академика Д. Д. Брежнева; ВНИИР имени Н. И. Вавилова. Л.: Колос, 1979. Т. I. Пшеница. 348 с.
4. Жуковский П. М. Критико-систематический обзор видов *Aegilops* L. // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции / Всесоюзный институт прикладной ботаники и новых культур. Л., 1928. Т. 18. С. 417-609.
5. Конарев В. Г. Молекулярно-биологические исследования генофонда культурных растений в ВИРе (1967-2007 гг.). Изд-е 2-е, доп. СПб.: Издательство ВИР, 2007. 134 с.
6. Куперман Ф. М., Дворянкин Ф. А., Ростовцева З. П., Ржанова Е. И. Этапы формирования органов плодоношения злаков. М.: Издательство Московского ун-та, 1955. 319 с.
7. Морозова З. А. Основные закономерности морфогенеза пшеницы и их значение для селекции. М.: Издательство Московского университета, 1986. 162 с.

8. Морозова З. А., Мурашев В. В. Род *Triticum* L. Морфогенез видов пшеницы. М.: ООО УМЦ «Триада», 2009. 228 с.
9. Серебрякова Т. И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение «Биология». 1977. Т. 82 (5). С. 112-125.
10. Цвелев Н. Н. Проблемы теоретической морфологии и эволюции высших растений. М. – СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. 407 с.

WHEAT AND ITS WILD CONGENERS: 5. MORPHOGENESIS OF *TRITICUM PERSICUM* VAV. (GENOME A^{UB}), *AEGILOPS TAUSCHII* COSS. (GENOME D) AND HEXAPLOID WHEAT SPECIES (GENOME A^{UBD})

Murashev Vladimir Vladimirovich, Ph. D. in Biology
Morozova Zoya Alekseevna, Doctor in Biology
Lomonosov Moscow State University
vvmur@hotmail.ru; z.a.morozova@mail.ru

The article presents the factual material on the comparison of the features of the morphogenesis of the plants of the tetraploid species *T. persicum* – the carrier of the genome A^{UB}, the diploid species *Ae. tauschii* – the carrier of the genome D, and the hexaploid species – the carrier of the genome A^{UBD}. The years of the research have shown that at the same order of the formation of the structural (metameric) organization of the plants of the compared species (the single-type architectural model) the species specificity of the life forms, or habitus, of the plants is determined by the features of their genomes.

Key words and phrases: morphogenesis; apical meristems; metamer (phytomer); leaf primordium; germinative main draw; regulatory processes; genome; life form; habitus.

УДК 638.1:379.834

Сельскохозяйственные науки

В статье показаны направления развития туризма Омской области в соответствии с государственными программно-нормативными документами, определены возможности развития аграрного туризма в Омской области, приведена обобщенная характеристика моделей развития агротуризма в мировой практике. Особое внимание авторами статьи уделено апитурам как перспективному направлению развития регионального сельского туризма, представлен опыт организации апитура на территории Омской области.

Ключевые слова и фразы: туризм региона; сельскохозяйственный туризм; модели агротуризма; апитур; оздоровление; психоэмоциональное состояние; рекреационный эффект.

Новаковский Андрей Станиславович, к. вет. н., доцент
Омский государственный институт сервиса
novak_vet@mail.ru

Сергиевич Евгений Алексеевич, к. пед. н., доцент
Омский государственный аграрный университет
sok56@mail.ru

Кулагина Евгения Викторовна, к. пед. н., доцент
Омский государственный институт сервиса
kevgeniya@inbox.ru

**АПИТУРЫ КАК ПЕРСПЕКТИВНОЕ НАПРАВЛЕНИЕ
РАЗВИТИЯ СЕЛЬСКОГО ТУРИЗМА В ОМСКОЙ ОБЛАСТИ[©]**

Актуальность развития туризма в Омской области определяется полицелевой функциональностью туристской отрасли, которая раскрывается через её высокое социальное и экономическое значение для региона. Согласно статистическим сведениям, в структуре туристского рынка омского региона преобладают выездные туристские потоки. Для изменения сложившейся в региональной туристской отрасли ситуации в 2014 г. Правительством Омской области утверждена государственная программа «Развитие культуры и туризма на 2014-2020 годы» [2].

В число первоочередных целей программы входит создание условий для устойчивого развития туристской отрасли в Омской области. Достижение заявленной цели предполагается через решение таких задач как: строительство и модернизация объектов туристской индустрии; улучшение качества сервисного обслуживания туристов; продвижение региональных туристских продуктов на внутреннем и международном рынках.

[©] Новаковский А. С., Сергиевич Е. А., Кулагина Е. В., 2015