

Мурашев Владимир Владимирович, Морозова Зоя Алексеевна

ТИПЫ РАЗВИТИЯ ОБРАЗЦОВ TRITICUM URARTU THUM. ET GANDIL. РАЗЛИЧНОГО ГЕОГРАФИЧЕСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

В статье излагается многолетний фактический материал изучения морфогенеза растений диплоидного вида *T. urartu* - носителя генома *Au* - при посеве в условиях Подмосковья. Отмечено: регуляция морфогенетических процессов на вегетативной фазе развития типична для однолетних злаков; при формировании генеративной сферы присутствует несбалансированность регуляторных процессов.

Адрес статьи: www.gramota.net/materials/1/2017/7/17.html

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

Источник

Альманах современной науки и образования

Тамбов: Грамота, 2017. № 7 (120). С. 66-73. ISSN 1993-5552.

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

Содержание данного номера журнала: www.gramota.net/materials/1/2017/7/

© 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

Список источников

1. Калыгин В. П. Язык древнейшей ирландской поэзии / отв. ред. В. Н. Ярцева. М.: Наука, 1986. 126 с.
2. Королев А. А. Древнейшие памятники ирландского языка / отв. ред. В. Н. Ярцева. М.: Наука, 1984. 206 с.
3. Пиктский язык [Электронный ресурс]. URL: https://ru.wikipedia.org/wiki/Пиктский_язык (дата обращения: 06.10.2014).

STRUCTURAL ELEMENTS AND EPIGRAPHIC TRADITION OF THE PICTS' LANGUAGE

Men'shikova Anna Andreevna
National Research Tomsk State University
Menanna1366@yandex.ru

The article considers the morphology and semantics of the Picts' epigraphies, and presents the methodology of studying and deciphering the Picts' letters. In-cycle and comparative analysis of the Picts' epigraphies was carried out. Some of the inscriptions are attributive in nature; the dating of symbols is associated with the translation of the literary poetic tradition. The artistic elements in the inscriptions are revealed. The tradition of the Picts' epigraphies is connected with the corresponding monuments of the Old Irish language.

Key words and phrases: the Picts; epigraphies; decipher; research methodology; morphology.

УДК 58.02:633.113

Биологические науки

*В статье излагается многолетний фактический материал изучения морфогенеза растений диплоидного вида *T. urartu* – носителя генома A^u – при посеве в условиях Подмосквья. Отмечено: регуляция морфогенетических процессов на вегетативной фазе развития типична для однолетних злаков; при формировании генеративной сферы присутствует несбалансированность регуляторных процессов.*

Ключевые слова и фразы: морфогенез; метамеры; фитомеры; листовой примордий; почка; апикальные побеговые меристемы; зачаточный главный побег.

Мурашев Владимир Владимирович, к. биол. н.

Морозова Зоя Алексеевна, д. биол. н.

Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова
vla3053@yandex.ru

ТИПЫ РАЗВИТИЯ ОБРАЗЦОВ *TRITICUM URARTU* THUM. ET GANDIL.
РАЗЛИЧНОГО ГЕОГРАФИЧЕСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

Triticum urartu Thum. et Gandil (Сек. *Urartu*. Подрод *Triticum*. Геном A^u , $2n=14$) – пшеница Урарту. Открыта в 1934 г М. Г. Туманяном [11] в Армении. Подробное описание и диагноз даны П. А. Гандилянном [1], который собрал большое ее ботаническое разнообразие. В. Э. Яска [13] определил этот вид в оригинальном образце из Ирана, а затем вид был найден также в Турции, Ливане и Ираке. Характеризуется бархатистым опушением листьев. Куст стелющийся, соломина тонкая, упругая. Вид имеет плоский колос, ломкий стержень колоса, трудный вымолот зерна и одну зерновку в колоске. Колосья остистые, при созревании спонтанно распадаются на колоски. Колоски двуостые с тремя цветками, из которых **плодоносит** обычно **лишь один**. Характерна высокая белковость зерновок. **Образ жизни озимый**. Произрастает на сухих склонах предгорий, часто в сообществе с *T. boeoticum*, с которым внешне весьма сходен [2]. *Triticum urartu* ранее рассматривался как форма *Triticum monocosmum*, но не скрещивался с ним и теперь рассматривается как отдельный вид, известный только в дикой природе.

Виду *T. urartu* придается особое значение в морфолого-филогенетических исследованиях рода *Triticum*. По-видимому, донором генома A^u секции *Dicoccoides* и секции *Triticum* подрода *Triticum* был предок современного *T. urartu*.

В Лаборатории биологии развития растений Кафедры высших растений Биологического факультета МГУ уже более 70 лет проводятся исследования морфогенеза пшеницы. На первом этапе работы с 50-х и по 80-е годы прошлого столетия общей целью исследований был детальный анализ биологических и морфогенетических особенностей формирования продуктивных свойств сортов и селекционных форм пшеницы. За многие годы исследований коллективом лаборатории собран и обобщен многоплановый экспериментальный материал. Было исследовано более 100 яровых и озимых сортов пшеницы ведущих селекционных центров СССР. Морфофизиологический анализ онтогенеза большого количества различных видов растений и, в первую очередь, злаков, позволил коллективу лаборатории создать оригинальную теорию поэтапного органогенеза высших растений [3]. На ее базе была разработана и внедрена методика биологического контроля над ростом и развитием культурных растений [4]. Детальное изучение формирования элементов потенциальной продуктивности растений и особенностей ее реализации в различных условиях произрастания [8] позволило приступить к разработке и успешному осуществлению долгосрочных прогнозов урожайности зерновых на всей территории СССР [4]. Тесные контакты и совместная работа с селекционными центрами страны привели к разработке методик по экспресс-анализу и объективной оценке качества селекционного материала в целях сокращения сроков сортоиспытания [5]. В 70-е годы была поставлена новая задача – исследовать морфогенез

видов рода *Triticum* в основном на базе коллекций Всесоюзного института растениеводства имени Н. И. Вавилова. Весной 1974 г. мы получили первый семенной материал, а в 1981 г. еще 10 видов и 21 разновидность пшеницы, которые сразу же высели на опытном поле Звенигородской биостанции МГУ. В последующие годы были получены зерновки остальных видов рода *Triticum*. Мы очень благодарны сотрудникам института за доброжелательную и оперативную помощь в нашей работе.

Высевали всю коллекцию в 1981-1994 годах на Звенигородской биостанции, а в 2004-2010 гг. – на опытном поле Ботанического сада МГУ. Основная методика анализа морфогенеза пшеницы во все годы исследований практически одна и та же – это детальный темпоральный морфологический просмотр вегетирующих растений. Исследования отобранного материала производились на базе представлений о фитомере как основном структурном элементе, слагающем побеги высших растений [10; 12]. Темпоральный морфофизиологический анализ проб видов и сортов пшеницы проводили с учетом числа, размеров и состояния всех фитомеров. Под биноклярной лупой во всех почках растения просматривали состояние апикальных меристем, отмечая их размер и этап органогенеза, составляли структурные схемы растений (Рис. 1). Итогом многолетних исследований стали разработка представлений об общих закономерностях морфогенеза пшеницы, выявление у всех видов пшеницы особенностей роста, развития и структурной организации растений – архитектурной модели.

Цель данной публикации – показать особенности формирования структуры пшеницы Урарту в условиях Подмосковья (Нечерноземная зона) и сопоставить полученные данные с описанием этого вида в природных условиях по монографии ВИРА [2].

Присланный нам первоначально посевной материал *T. urartu* был представлен образцом К-58502. В годы исследований при ранних весенних посевах этот образец неожиданно проявил себя как **яровая** форма. В 1994 г. при позднем майском посеве вид повел себя как озимая форма. Такое поведение растений нас очень озадачило, так как согласно всем известным нам описаниям, этот вид должен быть представлен исключительно озимыми формами. По нашей просьбе весной 2007 г. из ВИРА прислали дополнительно семенной материал в виде колосков трех других образцов коллекции *T. urartu*: К-62459 из Сирии; К-62475 из Сирии; К-58502 из Ливана. Методика анализа растений вида во всех посевах и опытах была одинаковой.

Вся структурная организация растения создается в результате функционирования апикальных меристем. В формировании метамерной структуры пшеницы выявляется особая роль апекса главного побега, формирующего плюмулу. Зародышевая почечка в прорастающем растении активно отчленяет и накапливает сначала вегетативные, а затем и генеративные фитомеры, формируя метамерную матрицу растения – зачаточный главный побег. В результате развертывания элементов фитомеров зачаточного побега в функционирующие органы растения определяется жизненная форма растения на каждом из этапов его органогенеза.

Процессы накопления фитомеров на зачаточном главном побеге с момента прорастания зерновки у всех видов пшеницы, в том числе и у *T. urartu*, были прослежены нами неоднократно.

При развитии по яровому типу на 1-й день прорастивания в зародышевой почечке отмечено 4 метамера. Листовые примордии трех нижних метамеров – это колпачки, а четвертого – валик. На 4-й день прорастивания листовые примордии двух нижних метамеров значительно увеличились, в пазухах колеоптиля и первого листа (1-го и 2-го метамеров) обособились зачатки почек. На 7-й день прорастивания проростки увеличились до 6,8 см, появился меристематический бугорок пазушной почки 3-го метамера. На 13-й день вегетации у проростка отчленился 5-й фитомер, а у нижнего листа (1-й метамер) развернулась листовая пластинка (Рис. 1). К 20-му дню вегетации, при двух развернутых листьях, растения перешли на генеративную фазу развития. За 7 дней вегетации, с 13-й по 20-й день, у растений сформировались 6-й и 7-й вегетативные метамеры, пазушные почки достигли этапа зрелых, почка 2 фитомера тронулась в рост, на конусе нарастания начали формироваться генеративные фитомеры.

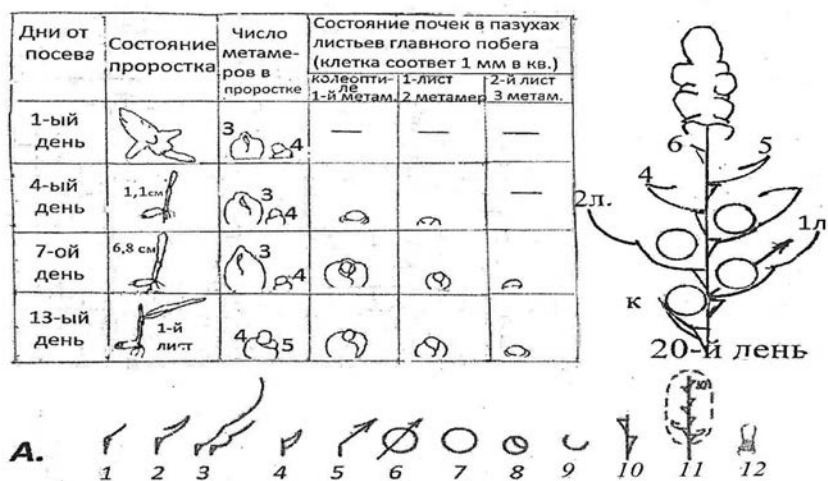


Рисунок 1. Усложнение метамерной структуры растений *T. urartu* в первые 20 дней вегетации.

А – обозначения элементов фитомеров: 1 – воротничковый примордий; 2 – колпачковый примордий; 3 – развернутый лист; 4 – колеоптиль (предлист); 5 – побег кушения; 6 – растущая почка; 7 – зрелая почка; 8 – незрелая почка; 9 – недифференцированный бугорок почки; 10 – инсерционные диски, узлы и междоузлия; 11 – структура открытой почки побега; 12 – конус нарастания

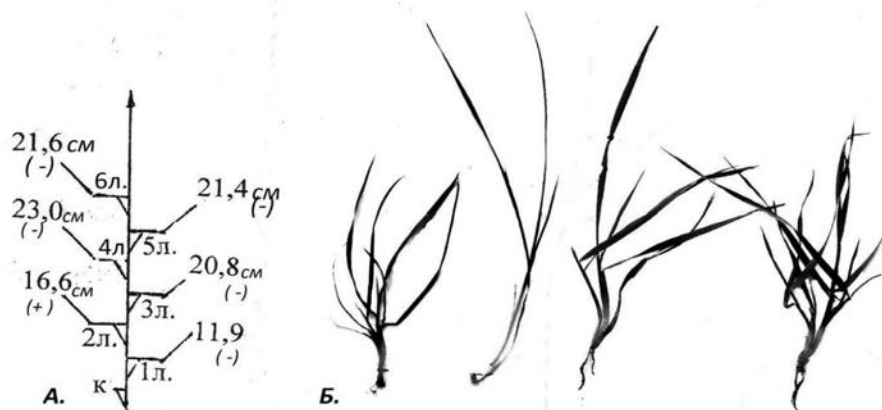


Рисунок 2. Растения *T. urartu* на вегетативной фазе развития. А – размеры листьев главного побега; Б – растения на вегетативной фазе развития. Знаки (+) и (-): величина листа растений вида или превышает, или меньше среднеарифметической величины соответствующего листа, рассчитанной для всех видов

На Рис. 3 представлены схемы изменения метамерной структуры растений в процессе вегетации с 23-го по 42-й день.

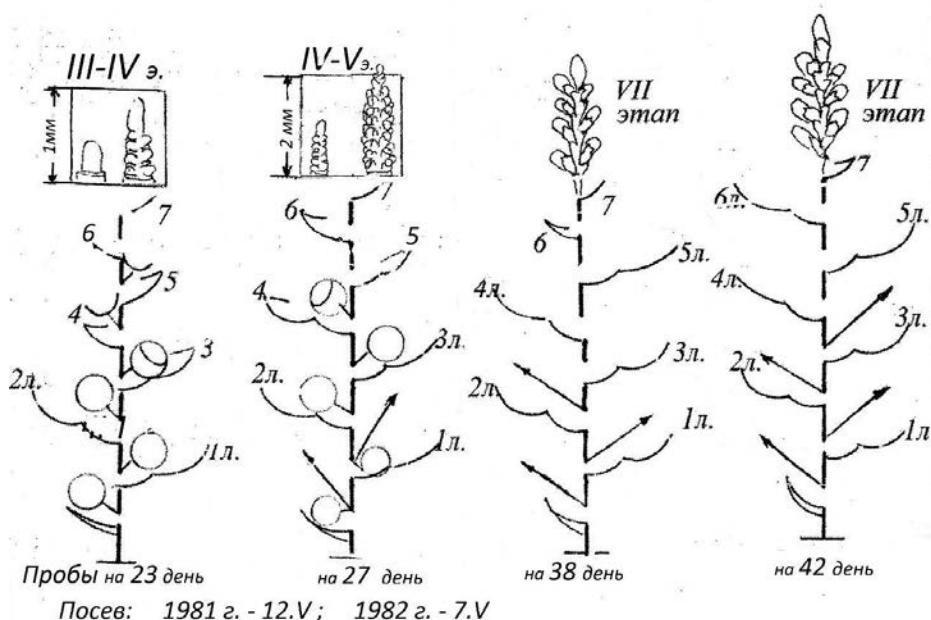


Рисунок 3. Сопоставление структурных схем растений *T. urartu* в период с 23-го по 42-й день вегетации. Обозначения элементов метамеров представлены на Рис. 1

У растений на 23-й день вегетации отмечено по сравнению с 20-м днем лишь появление бугорка пазушной почки у 5-го вегетативного метамера. К 27-му дню вегетации разворачивается 3-й лист, а часть почек 2-х нижних фитомеров главного побега разворачиваются в побеги. За 4 дня к 27-му дню вегетации на главном побеге разворачивается 4-й лист, у сильных растений полностью завершается период формирования генеративной зоны зачаточного главного побега, формируется зачаточный колос (V этап органогенеза). У более слабых растений продолжается формирование генеративных бугорков колосков зачаточного колоса. На 38-й день вегетации на главном побеге разворачивается 5-й, и на 42-й день – 6-й лист, интенсивно формируются зачаточные колосья. Колошение растений и в 1981 г., и в 1982 г. отмечено 6-8 июля.

На Рис. 4 приведены данные по росту конуса нарастания главного побега в течение органогенеза и данные по формированию колосков колоса.

В первые 30 дней вегетации в результате функционирования конуса нарастания главного побега формируется метамерная структура главного побега. Исходно в зародышевой почечке размер апекса – 0,2-0,3 мм. С момента прорастания начинаются интенсивное вычленение новых вегетативных фитомеров и увеличение конуса нарастания. К моменту перехода растения в генеративную фазу развития конус нарастания может достигать 1 мм. Формирование генеративных фитомеров и их дифференциация в колоски зачаточного колоса (IV этап органогенеза) протекают очень быстро и завершаются образованием верхушечного колоска соцветия. Далее продолжается рост зачаточного колоса от 2,0 мм до 60,0 мм. Характер изменения величины конуса нарастания главного побега и размеров колоса главного побега зависит от биоритмики этих процессов.

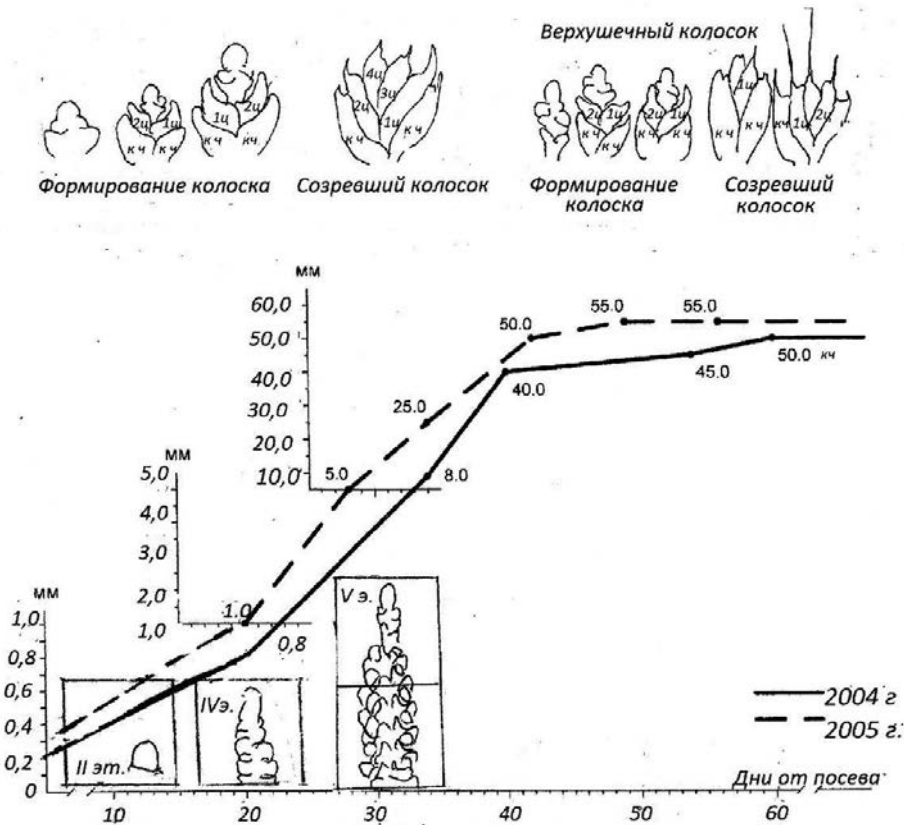


Рисунок 4. Взаимосвязь величины конуса нарастания с органогенезом на главном побеге

Как указывалось выше, колошение растений при позднеапрельских и раннемайских посевах отмечалось в начале июля, а созревание – в первой декаде августа. Анализ типов растений в созревшем посеве интересен тем, что он позволяет увидеть степень приспособленности растений вида к конкретным условиям вегетации. У всех растений посева на первых этапах развития на четырех нижних метамерах формируются зрелые пазушные почки, потенциально способные развернуться в побеги. Но многолетний анализ органогенеза растений этого вида в Подмоскovie показал, что у 50% фертильным оказывается лишь главный побег. Второй побег встречается лишь у 20% растений посева, а четыре – только у 3%. Нам представляется, что в условиях Подмоскovie посева *T. urartu* представлены более сложными по структуре растениями, чем в каменистых высокогорьях их мест обитания (Табл. 1).

Таблица 1. Структура посева *T. urartu* в период созревания (процент разнопобеговых растений)

Число побегов в кусте					
Годы					
1982 г.	32,2 %	20,0 %	16,0 %	16,0 %	16,0 %
2004 – 2008 гг.	50,3 %	20,8 %	9,8 %	16,0 %	3,2%

Анализ созревших растений в 2004 г. показал: средняя высота растений достигала 62,4 см, длина колоса в среднем составила 4,6 см, сформировалось в среднем по 9-10 колосков, а масса зерновок с колоса составляла 393 мг.

В посевах 2005 и 2006 гг. созревшие растения были более мощными, чем в предыдущий год. Высота побегов колебалась от 53 до 85 см, длина колосьев – от 4,5 до 7,5 см, а число зерновок – от 9-ти до 13-ти (Табл. 2).

Таблица 2. Морфометрические показатели структуры побегов созревших растений *T. urartu* в 2004 г. Ботанический сад МГУ

Показатели структуры побегов	Лимиты	Средние
Длина побега (см)	50-72	62,4
Длина колоса (см)	4,0-6,6	4,6
Число колосков	8-12	9,3
Число зерновок	5-19	10,8
Масса одной зерновки (мг)	-	20
Масса зерновок с колоса (мг)	160-608	393

Структура и фотографии созревших колосьев *T. urartu* двух лет вегетации с учетом продуктивности колосков приведены на Рис. 5.

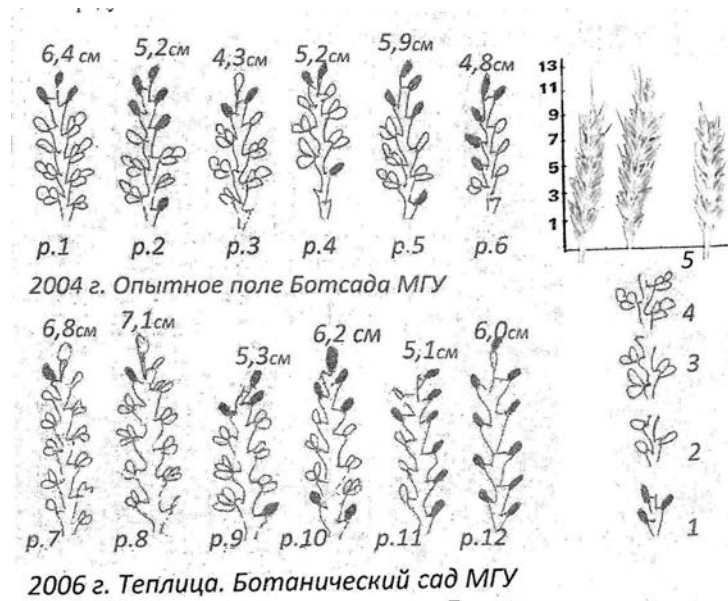


Рисунок 5. Структурные схемы созревших колосьев *T. urartu* в посевах 2004 и 2006 гг.:

1 – колоски стерильны; 2 – в колоске сформировалась одна зерновка; 3 – в колоске сформировались две зерновки; 4 – в колоске сформировались три зерновки; 5 – фотографии колосьев

Несмотря на низкую реальную продуктивность *T. urartu* в условиях экспериментальной теплицы, анализ структуры соцветий этого вида свидетельствует, что при небольшом числе формирующихся генеративных метамеров – в среднем 10, колоски были многоцветковыми, обеспечив образование 2-х и даже 3-х зерновок на некоторых уступах колоса. С другой стороны, анализ состояния колосков созревших колосьев показал, что условия внешней среды Подмосковья оказывают значительно большее, чем на ранних этапах онтогенеза, влияние на реализацию всех морфогенетических процессов колоса. Колосья урожая 2004 г. по своей структуре резко отличаются от колосьев урожая 2006 г. И в 2004 г., и в 2006 г. отмечается большое количество стерильных колосков. Особенно много их на верхних уступах колосового стержня и у верхушечных колосков. Предполагаем, что это результат ускоренного старения растений. При завершении онтогенеза начинают преобладать на фоне видовой регуляции процессов развития индивидуальные регуляторные процессы, конкретно определяющие структуру каждого колоса (например, раст. 1 и раст. 6).

На Рис. 6 представлены усредненные данные варьирования озерненности колосков (выборка из 50 колосьев) *T. urartu* урожая 2004 г.

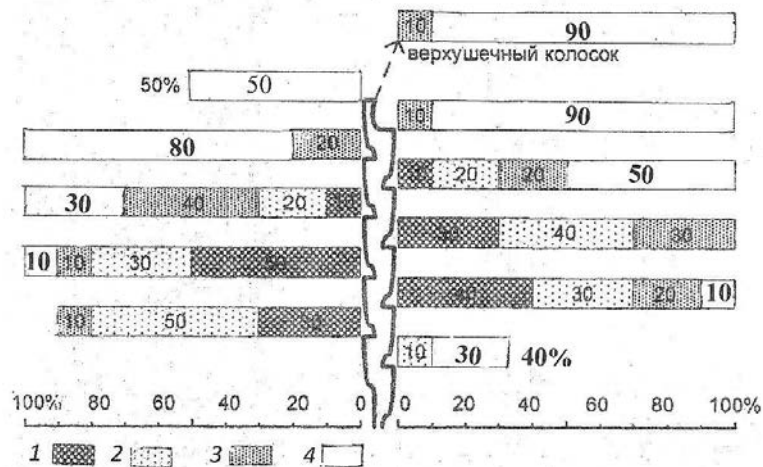


Рисунок 6. Варьирование озерненности колосков колоса *T. urartu*. Урожай 2004 г.:

1 – в колоске сформировались 3 зерновки (16,5%); 2 – в колоске сформировались 2 зерновки (19,4%); 3 – в колоске сформировалась 1 зерновка (16,5%); 4 – колосок стерильный (33,8%)

Общее число колосков на каждом колосовом уступе принято за 100%. На нижнем и верхнем колосовых уступах только у половины проанализированных колосьев сформировались колоски. Озерненность колосков

на каждом из уступов колоса неоднозначна и варьирует от трехзерности до стерильности, что зависит от их топографии. У *T. urartu* наибольшая интенсивность органогенных процессов отмечена в нижней трети колоса, а наименьшая – в верхней трети. Три и две зерновки в колоске сформировались у 35,9% всех проанализированных колосков, а одна зерновка – у 16,5% колосков. Наличие 33,8% стерильных колосков свидетельствует, на наш взгляд, о том, что условия вегетации в Подмоскowie приводят к ускоренному и нетипичному для растений вида завершению онтогенеза.

Как уже указывалось ранее, в апреле 2007 г. мы вновь получили из ВИРа колоски трех образцов *T. urartu*, собранных в Ливане и Сирии: образец К-58502, разновидности – *spontanaeorubrum*, *albonigricans*, *nigrum*, Ливан; образец К-62475, разновидности – *spontanaeorubrum*, *nigrum*, *urartu*, Сирия; образец К-62459, разновидность – *albonigricans*, Сирия. По первому образцу мы получили 248 колосков, по второму образцу – 183 колоска, по третьему – 132 колоска; репродукция из Дагестана, 1999 и 2005 гг. Из всех колосков мы аккурратно выбрали зерновки. Результаты предпринятого анализа представлены в Табл. 3.

Таблица 3. Варьирование озерненности колосков трех образцов *T. urartu*, полученных из ВИРа в 2007 г.

Образцы колосков <i>T. urartu</i> из ВИРа	Число колосков в колосе у образца	Число колосков			
		с тремя зерновками	с двумя зерновками	с одной зерновкой	стерильные
К-58502 Ливан	248 100%	2 0,8%	165 66,5%	73 29,4%	8 3,3%
К-62475 Сирия	183 100%	1 0,6%	102 55,6%	73 40,0%	7 3,8%
К-6245 Сирия	132 100%	-	62 47,0%	62 47,0%	8 6,0%

Оказалось, что практически у половины присланных колосков было по две зерновки. В образце К-58502 в двух колосках сформировались по три зерновки (0,8%), у 165 колосков образовались по две зерновки (66,5%) и только у 73 колосков – по одной зерновке (29,4%). В образце К-62475 только в одном колоске из 183 заложилась три зерновки, а у 55,6% колосков – по две зерновки. В образце К-62459 у половины колосков было по две зерновки и у половины – по одной.

Анализ зачаточных колосьев на генеративной фазе развития позволяет утверждать, что у *T. urartu*, как и у других видов, в колосках колоса закладываются не менее пяти цветков (Рис. 4). По-видимому, благоприятные условия выращивания в Дагестане и в Подмоскowie в наших опытах способствовали формированию не одной, а двух и даже трех зерновок в колоске. Произрастание на сухих предгорьях создает определенный, свойственный этому региону, тип органогенных процессов формирования продуктивных структур колосьев.

Таким образом, мы можем предположить, что образец *T. urartu* К-58502, полученный из ВИРа в 1981 г., – двуручка с очень небольшими требованиями к пониженным температурам. Ранневесенний посев в Подмоскowie, по-видимому, позволяет растениям завершить весь цикл развития в весенне-летний сезон. Поздний весенний посев 1994 г. не обеспечил необходимых пониженных температур, и посев вида повел себя как четко озимая форма.

Все зерновки, полученные в урожае 1992 г. на Звенигородской биостанции МГУ от растений с «яровым образом жизни», периодически пересеивались в 2004-2008 гг. в различных опытах в теплице или на делянках ботанического сада МГУ на Воробьевых горах. Во всех опытах **при ранних сроках посева** цикл развития был неизменно по яровому типу.

Несмотря на то, что три года исследований – 1981, 1982, 1992 – присланный из ВИРа образец *T. urartu* К-58502 вел себя как яровая форма, в 1994 году при позднем посеве – 21 мая – растения *T. urartu* проявили себя как озимая форма (Рис. 7).

Если в посевах 1981, 1992 гг. к 30-му дню вегетации у растений вида завершилось формирование зачаточного колоса (Рис. 3, 4), то в 1994 г. на 30-й день вегетации конусы нарастания наиболее развитых главных побегов были лишь на III этапе органогенеза, и они заложили по 11 вегетативных метамеров. Эти растения активно кустились и интенсивно формировали почки на побегах не только II, но и III порядков (Рис. 7).

Просмотр растений в конце ноября 1994 года, на 186-й день вегетации, показал – растения все еще оставались на вегетативной фазе развития, у главного побега – тот же III этап органогенеза и по 12 вегетативных фитомеров. Но структура растений значительно изменилась. Большинство нижних листьев как главных побегов, так и побегов кущения, отмерли, сохранилось большое количество живых пазушных почек. По-видимому, в 1981 г. нам была прислана полуозимая форма (типа двуручки). При ранневесеннем сроке посева эта форма успевала завершить весь цикл развития, а при поздневесеннем посеве она повела себя как озимая форма. В опыте 2007 г. вновь полученные зерновки по каждому из трех образцов *T. urartu* мы разделили на две равные части. Одну (вариант «Б») сразу же поставили на прорастание (14.IV) и на следующий день наклюнувшиеся зерновки, закатав в рулончики из фильтровальной бумаги, опустили в стаканчик с небольшим количеством воды и поставили в холодильник (+5°C) на яровизацию до 11.V. Посев не яровизированными (вариант «А») и яровизированными зерновками (вариант «Б») произвели в ботаническом саду МГУ на Ленинских горах 11 мая 2007 года. Фактический материал опыта представлен на Рис. 8.

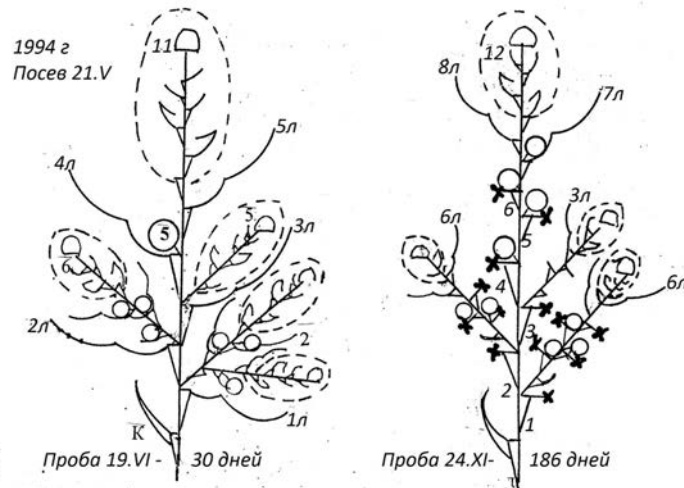


Рисунок 7. Метамерная структура растений *T. urartu* в посеве 1994 г. Звенигородская биостанция МГУ

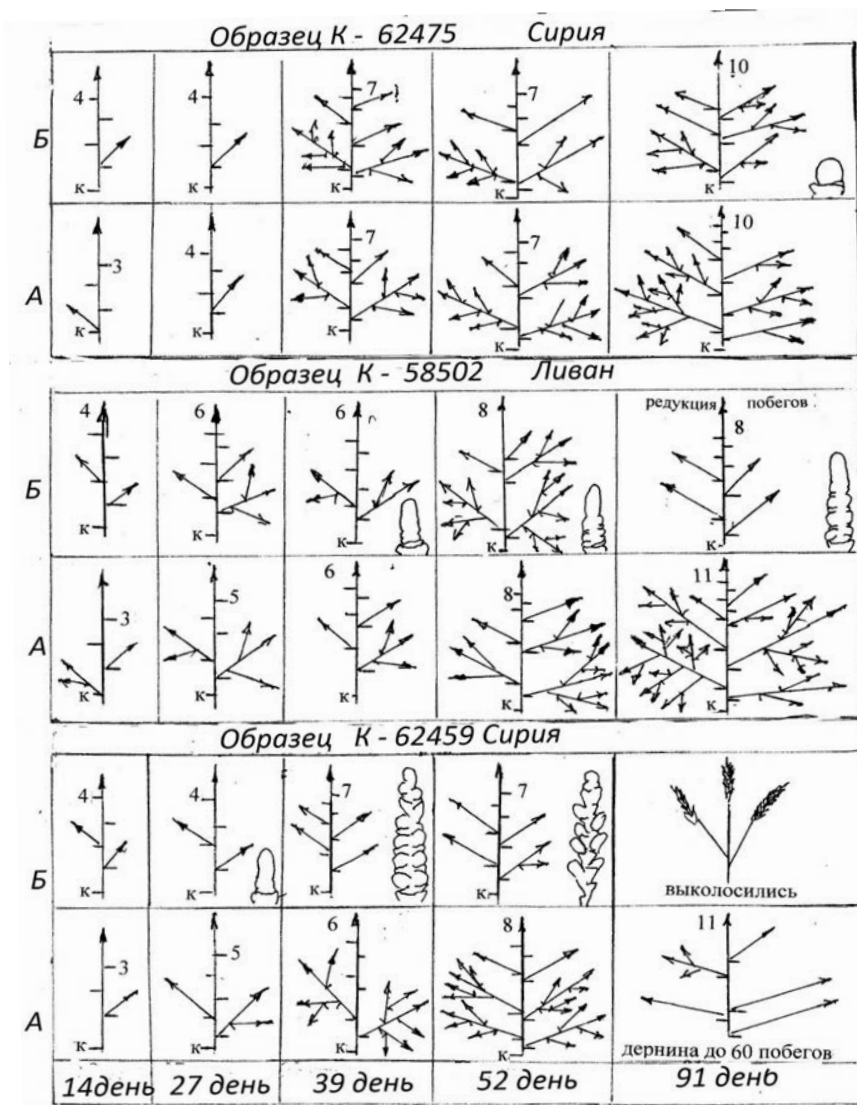


Рисунок 8. Усложнение структуры трех образцов *T. urartu* в течение вегетации весны-лета 2007 г.:
А – неярвизированные зерновки; Б – ярвизированные зерновки

Наблюдения за вегетирующими растениями всех 6-ти делянок традиционные: периодически – на 18-й, 27-й, 39-й, 52-й и 91-й дни (10 августа) – отбирались пробы по 5 растений с каждой из делянок. Проводили полный эпиморфологический анализ растений, учитывая число развернувшихся листьев, топографию побегов, схемы растений зарисовывали. Конусы нарастания главных побегов просматривали под биноклем и зарисовывали в квадратах по разработанной нами методике.

Растения образца К-62475, вариант «Б», не прошли стадию яровизации и вели себя при весеннем посеве как строго озимая форма. К 91-му дню вегетации у этих растений заложилась по 10-ти вегетативных фитомеров, развернулись по 7-ми листьев и сформировались очень сложные кусты. Тот же тип структуры растений оказался и в варианте «А».

Яровизированные зерновки образца К-58502 за месячный срок в холодильнике прошли яровизацию не полностью. Но к 52-му дню вегетации конусы нарастания главных побегов в варианте «Б» перешли в генеративную фазу развития. Процессы дифференциации конусов нарастания шли очень медленно. В пробе 10 августа на 91-й день вегетации конусы нарастания оставались на IV этапе органогенеза.

Растения образца К-62459 за месяц в холодильнике полностью прошли яровизацию. К 27-30-му дню вегетации растения этого варианта переходили в генеративную фазу, а к 39-му дню вегетации на зачаточном колосе главного побега завершался весь цикл развития соцветия, включая формирование верхушечного колоска. Растения кустились и к 10 августа достигали VIII этапа органогенеза (выколашивание).

Все три образца *T. urartu* из неяровизированных зерновок вели себя так, как и положено озимым формам при весеннем посеве, – конусы нарастания оставались на II-III этапах органогенеза и продолжали отчленять вегетативные метамеры. На главных побегах растений развертывалось до 11 листьев. Пазушные почки как главного побега, так и побегов II и III порядков развертывались в побегокущения. Так, у растений образца К-62459 к 10 августа сформировалась дернина из 60 побегов.

Поведение растений из яровизированных зерновок трех образцов в данном опыте было различно. Органогенез завершался разными темпами. Происходила частичная редукция более поздних, отстающих в росте побегов нижнего яруса (подседа). Кусты становились проще по сравнению с предшествующими анализами. Зерновок от этих посевов мы не получили – все растения в зимний период погибли.

Наблюдения за многолетними посевами присланных из ВИРа образцов *T. urartu* позволяют сделать весьма осторожное 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 полуозимые. И возьмем на себя смелость предположить наличие форм с яровым образом жизни.

Список источников

1. Гандилян П. А. Определитель пшеницы, эгилопса, ржи и ячменя. Ереван: Изд-во АН Армян. ССР, 1980. 283 с.
2. Дорофеев В. Ф., Филатенко А. А., Мигушова Э. Ф., Удачин Р. А., Якубцинер М. М. Культурная флора СССР. Л.: Колос, 1979. Т. I. Пшеница / под общ. рук. акад. ВАСХНИЛ Д. Д. Брежнева. 347 с.
3. Куперман Ф. М. Этапы формирования органов плодоношения злаков. М.: Агропромиздат, 1972. 234 с.
4. Куперман Ф. М., Ржанова Е. И., Мурашев В. В., Львова И. Н., Седова Е. А., Ахундова В. А., Щербина И. П. Биология развития культурных растений: учебное пособие. М.: Высшая школа, 1982. 343 с.
5. Морозова З. А. Методология использования закономерностей морфогенеза колосовых злаков в селекции. М.: МАКС Пресс, 2013. 365 с.
6. Морозова З. А. Основные закономерности морфогенеза пшеницы и их значение для селекции. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986. 163 с.
7. Морозова З. А., Мурашев В. В. Род *Triticum* L. Морфогенез видов пшеницы. М.: ООО УМЦ «Триада», 2009. 228 с.
8. Мурашев В. В. Морфофизиологическая характеристика формирования потенциальной и реальной продуктивности видов *Triticum* L.: дисс. ... к. биол. н. М.: МГУ, 1976.
9. Мурашев В. В., Морозова З. А. Пшеница и её дикие сородичи: 3. Сопоставление структурной организации растений *T. urartu* Thum. ex Gandil. (геном A^U), *Ae. longissima* Schw. et Muschl. (геном B), *T. dicoccoides* Schweinf. (геном A^UB) // Альманах современной науки и образования. 2015. № 8. С. 85-92.
10. Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 358 с.
11. Туманян М. Г. Ботанический состав диких пшениц Армении и условия их произрастания в природе // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1934. Серия V. № 2. Зерновые культуры. 312 с.
12. Цвелев Н. Н. Проблемы теоретической морфологии и эволюции высших растений. М. – СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. 407 с.
13. Яска В. Э. Происхождение тетраплоидных пшениц по данным электрофоретического изучения ферментов // Известия Академии наук Эстонской ССР. Серия «Биология». 1974. Т. 23. № 3. С. 202-220.

TYPES OF DEVELOPMENT OF SAMPLE MATERIALS *TRITICUM URARTU* THUM. ET GANDIL. OF DIFFERENT GEOGRAPHICAL ORIGIN

Murashev Vladimir Vladimirovich, Ph. D. in Biology
Morozova Zoya Alekseevna, Doctor in Biology
Lomonosov Moscow State University
vla3053@yandex.ru

The article presents the long-term factual material of studying the morphogenesis of plants of *T. urartu* diploid species, the bearer of the A^U genome, in sowing under conditions of the vicinities of Moscow. It is stated that the regulation of morphogenetic processes in the vegetative phase of development is typical for annual cereals; and there is imbalance in regulatory processes in the formation of the generative sphere.

Key words and phrases: morphogenesis; metamers; phytomers; leaf primordia; bud; apical shoot meristems; rudimentary main shoot.