

ЖУК О.І.

Інститут фізіології рослин і генетики НАН України,

Україна, 03022, м. Київ, вул. Васильківська, 31/17, e-mail: zhuk_bas@voliacable.com, (098) 224-24-17

АПІКАЛЬНЕ ДОМІНУВАННЯ В ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ

Підвищення продуктивності у сучасних сортів озимої пшениці досягається шляхом створення гібридних форм, яким притаманна висока врожайність та стійкість до стресових чинників навколишнього середовища [1, 2]. Головні зміни у цих сортів та гібридів відбуваються у розвитку репродуктивних органів та створенні оптимальної архітектури надземної та підземної частин рослин, які опосередковані діяльністю апікальних меристем [3]. Будова апікальної меристеми головного пагона закладається у насінні ще у період ембріогенезу, та її ключова функція полягає у підтриманні себе в якості джерела клітин для генерації листкових примордіїв, тканин стебла. Апікальні меристеми бічних пагонів закладаються вже у період проростання насіння біля основи листкових пластинок, що зумовлює у подальшому їх розвиток. Функціонування популяцій клітин меристем регулюють сигнальні системи та трофічні потоки з сусідніх диференційованих тканин. Напрямки та інтенсивність поділу клітин стеблових апексів контролюють еволюційно консервативні транскрипційні фактори разом із фітогормонами, ауксинами і цитокінінами [4]. Стовбурові клітини, які локалізовані у центральній частині вегетативного апексу, спрямовують сигнал до транскрипційного фактора WUSCHEL (WUS) шляхом секреції глікопептиду CLAVATA 3 (CLV3) з 13 амінокислот, що пов'язаний із рецепторними позаклітинними кіназами і цитокініновою сигнальною системою [5]. Тісний зв'язок між клітинами в меристемах протягом усього періоду їх існування забезпечують PIN білки, градієнти концентрації ауксинів, інгібіторів, рівень експресії KNOTTED LIKE HOMEODOMAIN (KNOX) транскрипційних факторів [5]. Після трансформації меристеми злаків із вегетативної у флоральну відбувається лише закладка генеративних органів [6]. При цьому клітини меристеми на певному етапі втрачають експресію гена WUS, замість якого активується ген AGAMOS (AG), що спрямовує меристематичні клітини на утворення квіткових структур. Однак

на перших стадіях закладання квітки ще відбувається експресія обох генів, що дозволяє зупинити її за несприятливих умов [3]. Проліферативні процеси відбуваються за контролю цитокінінів, а ріст клітин – розтягненням гіберелінів [3]. Явище апікального домінування та його роль у реалізації потенційної продуктивності у сортів озимої м'якої пшениці інтенсивного типу все ще залишаються майже не вивченими.

Нашими попередніми дослідженнями показано, що дефіцит мінерального живлення у ґрунті затримував ріст листків, міжвузлів, колоса рослин озимої пшениці, що спричинило зменшення їх продуктивності [7–9]. Недостатнє забезпечення живленням із коренів призводило до формування тонкої та невисокої соломини з вкороченими міжвузлями, зменшувалися розміри колоса та кількість зерен у ньому за рахунок редукції верхніх і нижніх колосків, квіток, зачатків зернівок [10]. У несприятливих умовах відзначалося посилення конкуренції з боку головного колоса за ресурси та асиміляти, що проявилось в усіх вивчених сортів. У ряді випадків апікальне домінування головного колоса інгібувало повністю розвиток бічних пагонів.

Метою роботи було дослідження прояву апікального домінування у період росту рослин озимої м'якої пшениці та його реалізації у вигляді продуктивності пагонів різного порядку за оптимальних для високопродуктивних сортів умов вирощування.

Матеріали і методи

Рослини озимої м'якої пшениці *Triticum aestivum* L. сортів Подолянка, Придніпровська, Новокиївська вирощували в умовах вегетаційних дослідів на суміші дерново-підзолистого ґрунту з піском у співвідношенні 4:1 у посудинах місткістю 7,5 кг. Живлення складало N₁₆₀ P₁₆₀ K₁₆₀ за діючою речовиною, яку додавали при набиванні посудин і у фазі виходу в трубку. Для удобрення використовували виготовлене промисловим способом добриво нітроамофоска зі збалансованим вмістом елементів мінераль-

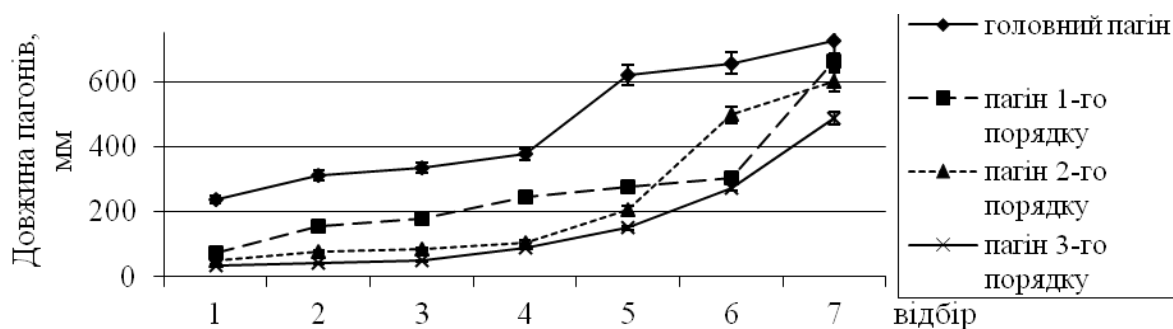
ного живлення. Вологість ґрунту підтримували на оптимальному для пшениці рівні – 70 % ПВ. Повторність досліду п'ятикратна. У кожній посудині вирощували 15 рослин. Протягом періоду від кушіння до повного дозрівання проводили виміри довжини пагонів рослин для визначення швидкості їх росту. Дозрілі рослини видаляли з посудин, висушували до повітряно-сухого стану, після чого проводили аналіз структури врожаю, який включав кількість і довжину пагонів, кількість і масу зерен у колосах, масу 1000 зерен різних фракцій. Результати оброблено за допомогою ANOVA.

Результати та обговорення

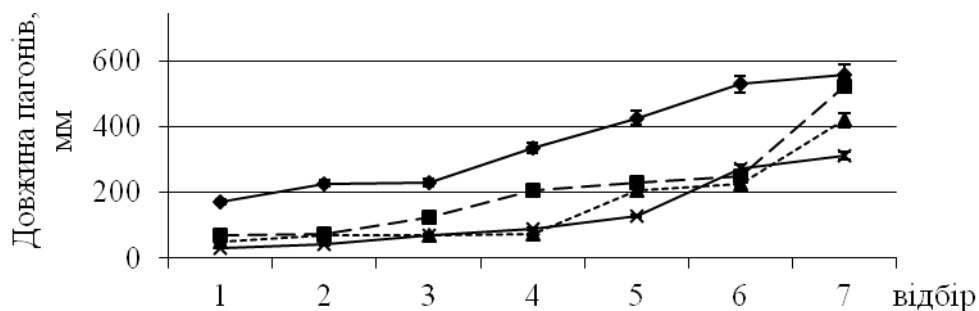
Встановлено, що швидкість росту головного пагона у всіх досліджених сортів значно

перевищувала ту, що відзначали у пагонів інших порядків (рис.)

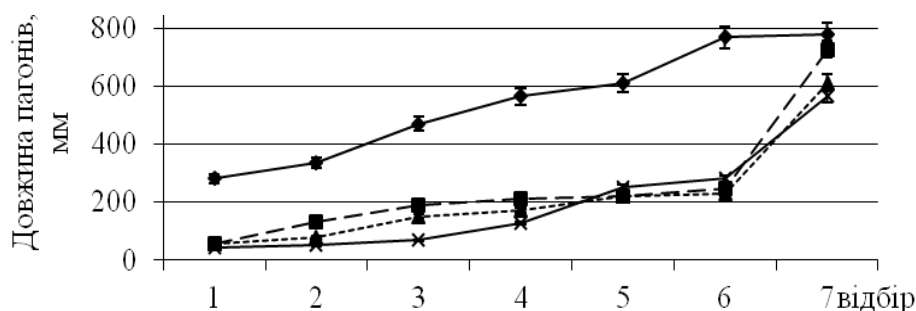
Найзначніше відставання у рості бічних пагонів порівняно з головним відзначено у сорту Новокиївська. У рослини пшениці цього сорту інтенсивний ріст бічних пагонів починався лише після його завершення у головному пагоні. Значна стимуляція росту пагонів першого, другого, третього порядку після його закінчення у головному виявлена також у пшениці сортів Подолянка і Придніпровська. Кінцеві розміри пагонів першого та другого порядків були близькими до тих, що знайдені у головного пагона, однак пагони третього порядку були вже значно меншими. У всіх досліджених нами сортів встановлено домінування головного пагона над бічними впродовж усього періоду росту надземної частини пшениці.



а



б



в

Рис. Ріст пагонів пшениці сортів Подолянка (а), Придніпровська (б), Новокиївська (в).

Аналіз структури врожаю, який проводили після дозрівання рослин, дозволив вважати, що домінування головного стебла зберігалось і у період формування репродуктивних органів, наливу зерна. Встановлено, що маса та кількість зерен у головному колосі пшениці сортів Подолянка, Придніпровська, Новокиївська були вищими порівняно з тими, які відзначено у колосів бічних пагонів (табл. 1). Кількість та маса зерен у колосі кожного сорту прогресивно зменшувалась зі збільшенням порядку пагона. Серед досліджених нами сортів найбільш продуктивним був сорт Новокиївська і найменш продуктивним – сорт Подолянка.

Аналіз фракцій зерен у колосах різного порядку дозволив встановити, що маса найбільших за розміром зерен лише незначно зменшувалась у бічних колосах пшениці сортів Подолянка та Новокиївська, але була вже суттєво нижчою у колосі пагона другого порядку пшениці сорту Придніпровська (табл. 2). Маса середніх та дрібних зерен падала зі збільшенням порядку пагона у всіх вивчених сортів, але найзначніше у сорту Подолянка. Найзначніша стабільність у продуктивності пагонів різного порядку за масою та кількістю зерен у колосі та масою 1000 зерен різних фракцій виявлена у сорту Новокиївська.

Таблиця 1. Маса та кількість зерен у колосі пшениці

Сорт	Маса зерен у колосі, г				Кількість зерен у колосі, шт.			
	гол. к.	б.к.1	б.к.2	б.к.3	гол.к.	б.к.1	б.к.2	б.к.3
Подолянка	1,54± 0,12	1,17± 0,14	0,78± 0,12	0,48± 0,16	34±3	30±2	21±4	14±3
Придніпровська	1,76± 0,15	1,34± 0,16	1,01± 0,14	0,64± 0,12	40±3	36±3	29±3	24±2
Новокиївська	2,43± 0,16	1,70± 0,12	1,43± 0,15	0,95± 0,14	43±3	37±3	33±4	26±3

Таблиця 2. Маса 1000 зерен у колосах пшениці різного порядку

Сорт	Головний колос			Бічний колос 1			Бічний колос 2		
	круп.	сер.	дріб.	круп.	сер.	дріб.	круп.	сер.	дріб.
Подолянка	56,1 ±0,1	45,7 ±0,1	23,1 ±0,1	53,5 ±0,1	44,2 ±0,1	20,7 ±0,1	54,0 ±0,1	38,4 ±0,1	13,7 ±0,1
Придніпровська	58,5 ±0,1	44,8 ±0,1	19,0 ±0,1	56,5 ±0,1	43,3 ±0,1	16,3 ±0,1	47,5 ±0,1	37,4 ±0,1	16,3 ±0,1
Новокиївська	62,2 ±0,1	53,3 ±0,1	26,5 ±0,1	63,5 ±0,1	51,8 ±0,1	25,0 ±0,1	61,2 ±0,1	42,5 ±0,1	25,5 ±0,1

Таким чином, ростові процеси у бічних пагонах озимієї м'якої пшениці відбувалися у тісному взаємозв'язку з темпами росту головного пагона. Виявлене зменшення продуктивності колоса зі збільшенням порядку пагона зумовлювалося переважаючим спрямуванням ресурсів до головного пагона протягом усього періоду онтогенезу рослин пшениці. Прояв апікального домінування властивий багатьом монокарпічним рослинам і зумовлений еволюційно сформованим способом виживання виду у нестабільних умовах навколишнього середовища за рахунок перерозподілу ресурсів до місць найбільш ймовірного формування найкращого для репродукції насіння. Домінування головного пагона рослин над бічними підтримується пеп-

тидними та гормональними сигналами, які впливають на проліферацію клітин меристем і вихід їх у диференціацію [4]. Закладання стеблової апікальної меристеми та трьох листкових примордіїв у період формування зернівки пшениці, очевидно, зумовлює апікальне домінування основного пагона. Тривалість періоду яровизації у різних видів та типів пшениць не впливає на структуру апікальної стеблової меристеми, яка відзначається високою консервативністю у більшості квіткових рослин, та її властивості [3]. Створені за допомогою сучасних технологій високопродуктивні сорти озимієї пшениці зберігають деякі риси їх далеких диких предків, які забезпечували виживання виду в нестабільних умовах навколишнього середовища. Домінуван-

ня головного пагона безпосередньо забезпечується сигналами, які надходять з апікальної стеблової меристеми впродовж періоду її існування, тому затримка росту бічних пагонів може бути зумовлена тривалістю періоду проліферативної здатності клітин апікальної меристеми. Підтримання і втрату здатності до поділу стеблових клітин контролюють KNOX транскрипційні фактори, експресію яких виявлено у меристематичних клітин, і яка втрачається після переходу їх до диференціації [3]. Регулятором експресії генів KNOX вважаються ауксини, а продукуювані KNOX білки регулюють співвідношення між цитокінінами та гіберелінами. Отже, процеси макроморфогенезу регулюються на генетичному рівні та реалізуються через посередництво процесів клітинного росту у продуктивності пшениці. Явище апікального домінування у рослин носить адаптивний характер і спрямоване на найбільш ефективне використання світла, фотосинтетичних асимілятів і енергії. Домінування одного пагона над іншими забезпечує оптимальний розподіл світлової енергії по листовому апарату для посилення ефективності фотосинтезу. Результатом взаємодії ендогенних та екзогенних чинників стає реалізація он-

тогенетичної програми рослин, яка спрямована на підтримання існування цього виду.

Висновки

Встановлено, що апікальне домінування головного пагона у рослин озимої м'якої пшениці сортів Подолянка, Придніпровська, Новокиївська спричиняло інгібування ростових процесів і прогресивне зменшення продуктивності колосів бічних пагонів. Швидкість росту головного пагона була значно вищою порівняно з бічними пагонами. Інтенсивність ростових процесів у бічних пагонах зростала лише після їх завершення у головному пагоні, однак їх кінцеві розміри майже досягали тих, що були у найбільшого стебла. Наслідком домінування головного пагона у всіх вивчених нами сортів озимої пшениці було формування у його колосі найзначнішої кількості та маси зерен. Зменшення озерненості бічних колосів зростало зі збільшенням їх порядку. Маса найбільших за розмірами зерен у всіх пагонах залишалася високою. Явище апікального домінування еволюційно зумовлене необхідністю рослин пшениці адаптуватися до навколишнього середовища з метою створення найкращих умов для збереження виду та реалізації продуктивного потенціалу сорту.

Література

1. Whitford R., Fleury D., Reif J.C., Garcia M., Okada T., Korzun V., Langridge P. Hybrid breeding in wheat: technologies to improve hybrid wheat seed production // J. Experimental Botany. – 2013. – V. 64. – P. 5411–5428.
2. Hill C.B., Taylor J.D., Edwards J., Mather D., Bacic A., Langridge P., Roessner U. Whole-genome mapping of agronomic and metabolic traits to identify novel quantitative trait loci in bread wheat grown in a water-limited environment // Plant Physiol. – 2013. – V. 162. – P. 1266–1281.
3. Stahl Y., Simon R. Plant primary meristems: shared function and regulatory mechanisms // Cur. Opin. Plant Biol. – 2010. – V. 13. – P. 53–58.
4. Bleckman A., Simon R. Interdomain signaling in stem cell maintenance of plant shoot meristems // Mol. Cells. – 2009. – V. 27. – P. 615–620.
5. Braybrook S.A., Kuhlemeir C. How a plant builds leaves // Plant Cell. – 2010. – V. 22. – P. 1006–1018.
6. Weng X., Wang L., Hu J., Du H., Xu C., Xing Y., Xiao J., Zhang Q. Grain number, plant height and heading date 7 is a central regulator of growth, development and stress response // Plant Physiol. – 2014. – V. 164. – P. 735–747.
7. Жук О.І. Ростові процеси у стеблі озимої пшениці за різного забезпечення мінеральним живленням // Фактори експериментальної еволюції організмів. – К.: Логос, 2015. – Т. 16. – С. 110–113.
8. Zhuk O.I. The stem structure of *Triticum aestivum* L. under different mineral nutrition // Modern Phytomorphology. – 2014. – V. 6. – P. 109–133.
9. Жук О.І. Ріст і продуктивність колоса *Triticum aestivum* L. за різних умов мінерального живлення // Modern Phytomorphology. – 2016. – V. 10. – P. 111–116.
10. Жук О.І. Продуктивність пагонів озимої пшениці за різного забезпечення мінеральним живленням // Фактори експериментальної еволюції організмів. – К.: Логос, 2016. – Т. 18. – С. 85–88.

ZHUK O.I.

Institute of Plant Physiology and Genetics NAS Ukraine,
Ukraine, 03022, Kiev, Vasylykivska str., 31/17, e-mail: zhuk_bas@voliacable.com

THE APICAL DOMINANCE IN WINTER WHEAT

Aim. The aim of this work was to study the influence of apical dominance in winter wheat on stem growth and productivity. **Methods.** Winter wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars 'Podolyanka' and 'Pridniprovskya', 'Novokievskya' were

grown on mixture of soil and sand in pots with capacity of 7.5 kg. Optimal plant mineral nutrition was N₁₆₀ P₁₆₀ K₁₆₀. The stem growth was measured. After ear maturing the quantity of grains in ear, and mass of 1000 grains were measured. Results were statistically analyzed with ANOVA. **Results.** The length of winter wheat stems and grain quantity in ear of main and lateral stems were studied under optimal mineral nutrition. The highest number of grains was detected in main stems. The tillers had less quantity of grains than main stems. The wheat cv. 'Novokievskia' was more productive than cv. 'Podolyanka' and 'Pridniprovskia'. **Conclusions.** It is shown that the main stem is dominant over lateral stems of winter wheat cultivars 'Podolyanka' and 'Pridniprovskia', 'Novokievskia'.

Keywords: *Triticum aestivum*, winter wheat, grain, stem, apical dominance.