

Горюнов Александр Александрович

ФОРМИРОВАНИЕ ЭЛЕМЕНТОВ ПРОДУКТИВНОСТИ  
КОЛОСА ЯРОВОЙ ТВЕРДОЙ ПШЕНИЦЫ

03.02.01 — ботаника

Автореферат диссертации на соискание учёной степени  
кандидата биологических наук

Саратов - 2012

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего профессионального образования «Саратовский государственный университет имени Н.Г. Чернышевского» на кафедре микробиологии и физиологии растений

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор  
Степанов Сергей Александрович

Официальные  
оппоненты: Титов Валерий Николаевич, доктор сельскохозяйственных наук, профессор, ФГБОУ ВПО «Саратовский государственный социально - экономический университет», зав. кафедрой экологии и безопасности жизнедеятельности

Сайфуллин Рим Гильфатуллович, кандидат биологических наук, ст. н. с., ФГБНУ НИИСХ Юго-Востока РАСХН, зам. директора, руководитель селекционного центра

Ведущая организация: ФГБОУ ВПО «Пензенская государственная сельскохозяйственная академия»

Защита состоится 30 марта в 10.00 часов на заседании диссертационного совета Д 212.243.13 при Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего профессионального образования «Саратовский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского» по адресу: 410012, г. Саратов, ул. Астраханская, д. 83, e-mail: *biosovet@sgu.ru*

С диссертацией можно ознакомиться в Зональной научной библиотеке им. В.А. Артисевич ФГБОУ ВПО «Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского».

Автореферат разослан «...» февраля 2012 г.

Учёный секретарь  
диссертационного совета



Невский Сергей Александрович

## Общая характеристика работы

Актуальность темы. Продукционный процесс растений, как совокупность различных реакций (роста, фотосинтеза, дыхания и др.), формирующих урожай растений, является определяющим фактором развития биосферы. Анализ продукционного процесса растений – одно из интенсивно развивающихся направлений биологической и сельскохозяйственной науки. Конечная цель этой области знаний – создание общей теории продуктивности растений, а в прикладном аспекте – решение задач оперативного управления ростом и развитием растений с целью получения максимальных урожаев с минимальными затратами (Ничипорович, 1982; Мокроносов, 1988; Кумаков и др., 1994, 2001; McMaster et al., 2008).

Для условий Нижнего Поволжья характерны большие колебания сезонного количества осадков по годам и в пределах вегетационного периода, что не позволяет стабильно получать высокий урожай, но способствует созданию сортов, отличающихся уникально высокой засухоустойчивостью и высококачественным зерном (Мамонтова, 1980; Ильина, 1996; Васильчук и др., 2010). С 1984 г. группа селекционеров НИИСХ Юго-Востока приступила к созданию новых, устойчивых к жаре и засухе сортов яровой твердой пшеницы, которой ранее уделялось меньшее внимание по сравнению с мягкой пшеницей. Многие вопросы роста и развития растений, в том числе формирования элементов продуктивности колоса, новых сортов яровой твердой пшеницы остаются плохо изученными (Васильчук, 2001).

Описание начальных этапов органогенеза колоса носит противоречивый характер. Ряд авторов (Федоров, 1980; Коновалов, 1981) отмечает, что первым моментом, фиксирующим начало органогенеза колоса, является вытягивание конуса нарастания побега по завершении вегетативной фазы роста, вслед за чем следует его сегментация на отдельные зачаточные членики колосового стержня, формирование колосков начинается из его средней части (Морозова, Мурашев, 2009). Однако существует и иное изложение последовательности первичного органогенеза колоса (Tottman, 1987; Wardlaw et al., 1989; McMaster, 1997). Противоречие наблюдается и в определении размеров зачаточного колоса на последовательных этапах его развития (Фёдоров, 1980; McMaster, 1997). Эндогенные и экзогенные факторы морфогенеза апикальной меристемы побега и формирования колоса требуют более детального изучения (Dumais, Kwiatkowska, 2002). Известно, что для каждой экологической группы или морфофизиологического типа характерно определенное развитие, нередко даже формы колоса (Куперман, 1956, 1977; Морозова, Мурашев, 2009; McMaster, 1997). Весьма вероятно, что к оптимальному ритму формирования генеративных органов приспособляется и вегетативная сфера растения, причем не только через морфологию вегетативных органов, но и через регуляцию сезонного хода интенсивности морфофизиологических процессов (Морозова, 1988; Васильчук, 2001; Кумаков и др., 2001; Тороп, 2009; McMaster, 1997).

Таким образом, изучение особенностей формирования элементов продуктивности колоса пшеницы необходимо и актуально для характеристики про-

дуктивных возможностей агропопуляций *Triticum durum* и их варьирования в зависимости от почвенно-климатических условий, для скрининга сортов, дальнейшей работы по созданию общей теории продуктивности растений, моделированию продукционного процесса, внедрению полученных результатов в практику селекции.

Цель и задачи исследования. Целью работы являлось выявление особенностей морфогенеза элементов продуктивности колоса яровой твёрдой пшеницы сортов саратовской и инорайонной селекции.

В ходе реализации поставленной цели решались следующие задачи:

1. Оценить развитие элементов продуктивности колоса.
2. Определить распределение главных побегов пшеницы в агропопуляции растений по классам вариации элементов продуктивности колоса.
3. Выявить степень сбалансированности развития элементов продуктивности колоса у сортов твердой пшеницы при различных погодных условиях.
4. Установить морфологические и анатомические особенности формирования колоса яровой твердой пшеницы.

Научная новизна работы. Впервые проведен сравнительный анализ особенностей формирования элементов продуктивности колоса и их сбалансированности у новых и стародавних сортов саратовской и инорайонной селекции. Выявлено, что в конкретных агроклиматических условиях лишь часть сортов может максимально проявить свои потенциальные возможности в зависимости от сбалансированности морфогенетических процессов на этапах заложения и реализации элементов продуктивности колоса. Впервые представлены количественные параметры развития зачаточного колоса *Triticum durum* до момента завершения роста терминального конуса нарастания.

Теоретическое и практическое значение работы. Установлены особенности инициации и развития вегетативных и генеративных метамеров побега твёрдой пшеницы. Представлено описание роста и дифференциации зачаточного колоса. Выявлены особенности в реализации элементов продуктивности колоса яровой твердой пшеницы сортов саратовской и инорайонной селекции. Полученные в результате исследования сведения вносят вклад в изучение анатомии, морфологии и физиологии одной из важнейших сельскохозяйственных культур – пшеницы и могут быть использованы для моделирования морфогенеза растений, а в селекции для оценки потенциальной продуктивности сортов и степени их адаптации к условиям вегетации.

Результаты исследований использованы при выполнении НИР «Структурные и функциональные аспекты межметамерных взаимосвязей в онтогенезе побега пшеницы» в Саратовском государственном университете. Материалы исследования внедрены в учебный процесс и широко используются на лекциях и практических занятиях по анатомии и физиологии растений, а также при проведении лабораторных практикумов, выполнении курсовых и дипломных работ в Саратовском государственном университете.

Апробация работы. Основные результаты исследований представлены на: Международной конференции «Вавиловские чтения -2007» (Саратов, 2007), III Международной школе молодых ученых «Эмбриология, генетика и биотехно-

логия» (Саратов, 2009), научных конференциях Саратовского государственного университета (2008-2010).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 8 работ, в том числе 2 в изданиях, рекомендованных Перечнем ВАК РФ.

Декларация личного участия автора. Автор лично провел полевые и лабораторные эксперименты, осуществил сбор объектов, провел морфометрические, анатомические и физиологические исследования. Обработка полученных данных и их интерпретация проведены автором самостоятельно. В совместных публикациях вклад автора составил 60 – 80%.

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа изложена на 211 страницах компьютерного текста и состоит из введения, 5 глав, выводов и приложения. Список цитированной литературы включает 226 источников, из них 74 иностранных авторов. Работа содержит 57 таблиц, 85 рисунков.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Бóльшая урожайность новых сортов яровой твёрдой пшеницы саратовской селекции определяется изменением структуры колоса, увеличением массы зерновки.

2. Условия вегетации существенно сказываются на распределении растений в агропопуляции пшеницы по классам вариации элементов продуктивности колоса.

3. Степень сбалансированности развития элементов продуктивности колоса является сортовым признаком.

4. Формирование зачаточного колоса сопряжено с изменением линейных параметров и формы терминального конуса нарастания побега, выраженности цитогистологических зон конусов нарастания зачаточных колосков, дифференциации проводящих тканей колоса.

## Содержание работы

Во введении дается краткая характеристика объекта и предмета исследования, формулируются цель и задачи, основные положения, выносимые на защиту, определяется актуальность, новизна, теоретическая и практическая значимость работы.

### Глава 1. ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ И РЕАЛИЗАЦИИ ОТДЕЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ПРОДУКТИВНОСТИ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ (обзор литературы)

На основе анализа отечественной и зарубежной литературы в главе рассматриваются особенности формирования зачаточного колоса и общей продуктивности растений, донорно-акцепторные взаимоотношения и их развитие в онтогенезе, элементы продуктивности колоса и их связь с физиологическими особенностями сортов, особенности зоны Поволжья в плане селекции на продуктивность колоса. Показана перспективность анализа продукционного процесса, в частности формирования элементов продуктивности колоса, для сортов яровой пшеницы, выращиваемых в Поволжье.

## Глава 2. ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И МЕТОДЫ

Исследования проводились на кафедре микробиологии и физиологии растений СГУ, а также в полевых условиях селекционного севооборота НИИСХ Юго-Востока в период 2007 - 2009 гг. Для проведения исследований в лабораторных условиях использовались растения, выращиваемые в полевых мелкоделяночных опытах, в трехкратной повторности. Обработка полей полностью соответствовала агротехническим требованиям, предъявляемым в зоне для возделывания яровой пшеницы.

В качестве объектов изучения были выбраны следующие сорта *Triticum durum* Desf.: саратовской селекции: стародавние сорта - Гордеиформе 432, Мелянопус 26, Мелянопус 69, Саратовская 40; новые сорта - Саратовская 59, Саратовская золотистая, Людмила, Валентина, Ник, Елизаветинская, Золотая волна, Аннушка, Крассар; инорайонной селекции: самарской - Безенчукская 182, Безенчукская степная, Безенчукский янтарь, Безенчукская 200; ставропольской - Харьковская 23; алтайской - Алтайская нива, Алтайский янтарь, Зарница Алтая, Алейская; сибирской – Ангел, Омский корунд, Омская янтарная; Канада – Medoga; Сирия – Om rabi 5, Belikh 2.

Для определения динамики роста конуса нарастания и вычленения им метамеров вегетативной и генеративной зон побега с момента посева зерновок пробы брали через 1-3 дня до завершения формирования зачаточного колоса. В эти же сроки отмечалось фенологическое состояние проростка (фенофаза) и контролировалось состояние конусов нарастания (пластохрон и его фаза). Время взятия проростков для анализа - с 9 до 11 ч. Бралось по 15 растений в каждой из трёх повторностей. Проростки фиксировались в слабом растворе Навашина по М.Н.Прозиной (1960), промывались в проточной воде и в последующем хранились в смеси 96% спирта и глицерина (1:1). В дальнейшем, после препарирования проростков (n=10) с сохранением верхушечной части побега (2-4 метамера) готовились поперечные и продольные анатомические срезы по методике У. Дженсена (1965). Срезы окрашивались гематоксилином Гейденгайна и алциановым синим, толщина срезов - 7 мкм.

Для проведения структурного анализа продуктивности сортов пшеницы и выявления степени сбалансированности развития элементов продуктивности колоса при различных погодных условиях брали в конце вегетации по 25 растений из каждой из трёх повторностей, которые затем объединяли в группу и методом случайной выборки отбирали из неё для анализа 25 растений.

Длину стебля, колоса определяли с помощью линейки. Массу стебля, колоса, боковых побегов определяли с помощью аналитических весов. Учитывалась также число колосков, число зерен в колосках, масса одного зерна. Площадь листьев рассчитывалась по формуле  $S=2/3Lh$ , где L — длина пластинки, h — её ширина в средней части (Аникеев, Кутузов, 1961). Построение и анализ вариационных кривых элементов продуктивности побегов осуществляли по методике З.А.Морозовой (1983).

Результаты исследований подвергались статистической обработке по Н.Л. Удольской (1976) и Б.А. Доспехову (1985) с использованием программы Excel Windows 2000.

### ГЛАВА 3. СТРУКТУРНЫЙ АНАЛИЗ ПРОДУКТИВНОСТИ КОЛОСА СОРТОВ ЯРОВОЙ ТВЕРДОЙ ПШЕНИЦЫ

Основной вклад в урожай зерна при норме высева семян 400 растений на 1м<sup>2</sup> вносят главные побеги. Общее число боковых побегов, например, среди сортов саратовской селекции составляло: в условиях 2007 г. - от 0,06 (Елизаветинская) до 0,46 (Гордеиформе 432) шт. на одно растение, в условиях 2008 года - от 0,09 (Золотая волна) до 0,72 (Гордеиформе 432) шт. Характерно, что для большинства стародавних сортов число боковых побегов, как правило, больше - Гордеиформе 432, Мелянопус 26 и Мелянопус 69. Среди сортов, полученных сравнительно недавно, отмечено большее число боковых побегов у Саратовской 59, Ник. Минимальное число боковых побегов свойственно сортам Елизаветинская, Золотая волна.

Число колосков в колосе пшеницы варьирует в зависимости от года вегетации: в 2007 г. – от 8,73 шт. у Саратовской 40 до 12,08 шт. у Валентина и Аннушка, в 2008 г. – от 9,8 шт. у Саратовской 59 до 13,04 шт. у сорта Золотая волна. В среднем за 2 года минимальное число колосков (9,6 шт.) выявлено у Саратовской 59, максимальное (12,42 шт.) – у сорта Золотая волна (табл. 1). Для стародавних сортов саратовской селекции характерно меньшее число колосков по сравнению с новыми сортами, но больший размах вариации по их числу.

Таблица 1

Число колосков в колосе яровой твердой пшеницы, шт.

Сорта	Годы вегетации		Средний показатель	Размах вариации
	2007 г.	2008 г.		
Гордеиформе 432	9,44 ± 0,28	11,28 ± 0,33	10,36	1,84
Мелянопус 69	9,60 ± 0,29	11,36 ± 0,34	10,48	1,76
Мелянопус 26	9,60 ± 0,29	11,40 ± 0,34	10,5	1,8
Саратовская 40	8,73 ± 0,26	11,00 ± 0,33	9,86	2,27
Саратовская 59	9,40 ± 0,28	9,80 ± 0,29	9,6	0,4
Саратовская золотистая	10,96 ± 0,33	12,64 ± 0,38	11,8	1,68
Людмила	11,40 ± 0,34	11,00 ± 0,33	11,2	0,4
Валентина	12,08 ± 0,36	12,20 ± 0,37	12,14	0,12
Ник	10,43 ± 0,31	11,92 ± 0,36	11,18	1,49
Елизаветинская	11,56 ± 0,35	12,52 ± 0,38	12,04	0,96
Золотая волна	11,80 ± 0,35	13,04 ± 0,39	12,42	1,24
Аннушка	12,08 ± 0,36	12,32 ± 0,37	12,2	0,24
Крассар	12,12 ± 0,36	11,56 ± 0,35	11,84	0,56
НСР <sub>0,95</sub>	0,12	0,12		

Среди инорайонных сортов число колосков также как и для сортов саратовской селекции варьировало по годам и составило: в 2007 г. – от 8,0 (Om Rabi 5) до 13,88 (Алейская) шт., в 2008 г. – от 10,2 (Безенчукский янтарь) до 13,08

(Medora) шт. Наименьший размах вариации по данному признаку отмечен у сортов Алтайский янтарь, Безенчукская степная, Безенчукская 200, больший размах вариации выявлен для сортов Om Rabi 5, Безенчукский янтарь, Алейская, Безенчукская 182, Medora, Ангел, Омская янтарная.

По числу неозерненных колосков наблюдаются существенные сортовые различия. В 2007 г. их число составляло от 36 (Людмила) до 78 (Гордеиформе 432) %. Характерно, что в целом их число было больше у стародавних сортов, за исключением сорта Золотая волна. В условиях вегетации 2008 г. число неозерненных колосков варьировало от 17 (Крассар) до 31 (Саратовская золотистая) %. Меньшее число неозерненных колосков в 2008 г. отмечено у Гордеиформе 432 и Мелянопус 26. В среднем за 2 года меньшее число неозерненных колосков характерно для новых сортов, исключая сорт Золотая волна (табл. 2).

Таблица 2

Число неозерненных колосков в колосе яровой твердой пшеницы, %

Сорта	Годы вегетации		Среднее
	2007 г.	2008 г.	
Гордеиформе 432	78	18	48
Мелянопус 69	70	27	48,5
Мелянопус 26	70	18	44
Саратовская 40	67	27	47
Саратовская 59	56	30	43
Саратовская золотистая	42	31	36,5
Людмила	36	27	31,5
Валентина	42	25	33,5
НИК	40	25	32,5
Елизаветинская	42	23	32,5
Золотая волна	75	23	49
Аннушка	50	25	37,5
Крассар	55	17	36

Среди инорайонных сортов число неозерненных колосков колоса составляло: в 2007 г. – от 33 (Om Rabi 5) до 87 (Алейская) %, в 2008 г. – от 17 (Омская янтарная) до 67 (Medora) %. В среднем за 2 года число неозерненных колосков колоса более 50% выявлено у следующих сортов: Medora, Алейская, Безенчукская степная, Харьковская 23, Безенчукский янтарь, Безенчукская 182.

Наиболее вероятными причинами дифференциации сортов по числу неозерненных колосков колоса могут являться: 1) различия по степени жаростойкости сортов в период цветения, оплодотворения и налива зерна; 2) различия в сроках фенофаз, приходящихся на период цветение - оплодотворение; 3) баланс донорно - акцепторных отношений между колосом и остальной частью растения.

Число зерновок в колосе существенно варьирует. В частности, в условиях вегетации 2007 г. составляло – от 2,53 шт. у Саратовской 40 до 14,64 шт. у Саратовской золотистой. В целом их число было меньше у стародавних сортов,

исключая сорта Золотая волна и Крассар. В 2008 г. число зерновок в колосе составляло от 12,52 (Саратовской 59) до 24,2 (Саратовской 40) шт. В среднем за 2 года большее число зерновок в колосе отмечено у новых сортов Саратовская золотистая, Ник, Людмила, Аннушка, Валентина, Елизаветинская. Среди инорайонных сортов число зерновок в колосе составляло: в 2007 году – от 3,36 (Om Rabi 5) до 19,56 (Алейская) шт., в 2008 году – от 13,0 (Om Rabi 5) до 18,52 (Харьковская 23) шт.

Число зерновок в колоске среди сортов саратовской селекции достигало: в 2007 г. – от 0,39 (Гордеиформе 432 и Золотая волна) до 1,5 (Ник) шт., в 2008 г. – от 1,34 (Саратовская 59) до 2,16 (Золотая волна) шт. Наибольший размах вариации по этому признаку наблюдался у сортов Золотая волна, Гордеиформе 432, Мелянопус 69, Аннушка; наименьший - Саратовская 59 и Саратовская золотистая. Следует также обратить внимание, что наибольшие значения числа зерновок в колоске показали два сорта – Ник (2007 г.) и Золотая волна (2008 г.), полученные из одной популяции от скрещивания Саратовской золотистой и Алтайская Нива.

Следует признать, что селекционную работу в этом направлении, в увеличении числа зерновок в колоске, следует продолжить с учетом отдельных физиологических признаков, прежде всего, устойчивости сортов к засухе и высоким температурам, пролиферативной активности меристем, сбалансированности донорно - акцепторных отношений между метамерами побега в онтогенезе растений.

Масса зерновки относительно стародавнего сорта Гордеиформе 432 у всех сортов существенно возросла. Однако может варьировать в разные годы вегетации. В частности, масса зерновки колоса в условиях вегетации 2007 г. относительно Гордеиформе 432 была больше у всех сортов, исключая Мелянопус 26. Особенно существенный прирост массы зерна отмечен у новых сортов Саратовская золотистая, Людмила, Валентина, Ник, Елизаветинская. В условиях вегетации 2008 г. прирост массы зерновки относительно Гордеиформе 432 был больше у всех новых сортов, исключая Ник. Выявлено, что у таких стародавних сортов как Саратовская 40 и Мелянопус 26 масса зерновки была меньше по сравнению с массой зерновки Гордеиформе 432. В целом, следует отметить, что условия налива зерна в 2008 г. были благоприятны и зерно не было щуплым, что, как правило, значительно снижает массу зерновки. Максимальный прирост массы зерновки по итогам 2-х лет отмечен у новых сортов Саратовская золотистая, Людмила, Валентина, Ник, Елизаветинская, Крассар.

Среди инорайонных сортов масса зерновки составляла: в 2007 г. – от 23 (Belikh 2, Om Rabi 5) до 49 (Medora) мг, в 2008 г. - от 25 (Безенчукская 200) до 38 (Алтайская нива) мг. У 10-и из 15 сортов средняя масса зерновки была больше 30 мг, а у одного сорта (Medora) больше 40 мг. Наибольший размах вариации по массе зерновки отмечен у сортов Medora, Belikh 2, Харьковская 23, Безенчукская 200, Омская янтарная.

По сравнению со стародавними сортами у всех новых сортов саратовской селекции в среднем за два года масса зерновки была больше 30 мг, исключая

Саратовскую 59; у некоторых новых сортов средняя масса зерновки была больше 40 мг – Валентина, Ник. Как показали расчёты, в неблагоприятные по агроклиматическим условиям годы масса зерновки новых сортов больше массы зерновки стародавних сортов в два раза, что свидетельствует, что параллельно с повышением продуктивности новых сортов происходило существенное возрастание их устойчивости к экстремальным климатическим факторам.

Таким образом, большая продуктивность новых сортов тесно связана с иной, чем у стародавних сортов, структурой колоса. Для новых сортов в совокупности характерно большее число колосков, число зерновок в колосе и колоске, меньший процент неозерненных колосков, большая масса зерновки. Одним из перспективных резервов дальнейшего увеличения продуктивности создаваемых новых сортов является увеличение числа зерновок в колоске и их массы.

#### ГЛАВА 4. РАЗВИТИЕ ЭЛЕМЕНТОВ ПРОДУКТИВНОСТИ КОЛОСА. СБАЛАНСИРОВАННОСТЬ ИНТЕНСИВНОСТИ ОТДЕЛЬНЫХ ЭТАПОВ МОРФОГЕНЕЗА КОЛОСА В ТЕЧЕНИЕ ОНТОГЕНЕЗА ПШЕНИЦЫ

Наиболее контрастно значимость первичных морфогенетических процессов, т.е. заложения и формирования метамеров вегетативной и генеративной зон побега пшеницы, в продуктивности сорта проявляется при анализе структуры урожая по вариационным кривым элементов продуктивности побегов (Морозова, 1983, 1988).

В условиях вегетации 2007 г. основное число главных побегов пшеницы сортов саратовской селекции по количеству колосков колоса находилось во 2-ом и 3-их классах вариации. Однако для стародавних сортов характерно большее число растений 2-го класса вариации (81%) и меньшее число растений 3-го класса вариации (15%). По группе новых сортов выявлено, что большее число растений относятся к 3-му классу вариации (59%), некоторая часть растений 4-го класса вариации (10%). У некоторых новых сортов число растений 4-го класса вариации больше 10% - Крассар (32%), Золотая волна (24%), Аннушка (16%).

Среди инорайонных сортов пшеницы в условиях 2007 г. большее число растений по количеству колосков колоса отмечено в 3-ем классе вариации (53%), часть растений отнесены ко 2-му классу (24%) и часть к 4-му (18%). Многие инорайонные сорта отличались бóльшим представительством растений 4-го класса вариации – Алейская (48%), Алтайская Нива (44%), Омский янтарь (28%), Ангел (24%), Безенчукская 182 (20%), Безенчукский янтарь (20%), Безенчукская 200 (20%). По этому признаку инорайонные сорта отличались от сортов саратовской селекции.

В условиях вегетации 2008 г., который являлся более благоприятным, среди сортов саратовской селекции, как стародавних, так и новых, большее число растений по количеству колосков колоса были отнесены к 3-му классу вариации. Среди новых сортов твердой пшеницы выделялись сорта, для которых, как и в предыдущий год, характерно наличие части растений в 4-ом классе

вариации по количеству колосков колоса – Крассар (32%), Золотая волна (16%), Аннушка (12%), Саратовская золотистая (8%), Валентина (4%), Елизаветинская (4%).

В условиях вегетации 2008 г. для инорайонных сортов в целом наблюдалась та же тенденция, что и в предшествующий год. Некоторые инорайонные сорта отличались бóльшим представительством растений 4-го класса вариации по количеству колосков колоса – Безенчукская 182 (36%), Харьковская 23 (36%), Алейская (28%), Medora (20%), Belikh 2 (20%).

Таким образом, условия вегетации существенно сказываются на распределении растений в агропопуляции по классам вариации количества колосков колоса. Среди сортов саратовской селекции в условиях экстремального по агроклиматическим условиям года характерно большее число растений: стародавним сортам – 2-го класса, новым сортам – 3-го класса, а некоторым из них 4-го класса вариации. Среди инорайонных сортов может наблюдаться различное распределение по классам вариации количества колосков колоса, что, очевидно, связано с происхождением сорта. Однако в целом большинству сортов характерно значительное представительство растений 4-го класса вариации. Более благоприятные агроклиматические условия повышают число растений, относимых к более высоким классам вариации по числу колосков колоса твердой пшеницы.

По количеству зерновок колоса в условиях вегетации 2007 г. основное число главных побегов пшеницы сортов саратовской селекции находилось во 1-ом и 2-ом классах вариации. Для стародавних сортов характерно большее число растений 1-го класса вариации (94%) и очень незначительная доля растений 2-го класса вариации (6%). По группе новых сортов выявлено, что бóльшее число растений отдельных сортов также относятся к 1-му классу вариации – Крассар (88%), Саратовская 59 (80%), Аннушка (52%), Валентина (48%), Елизаветинская (48%), отдельных сортов – ко 2-му классу вариации – Людмила (64%), Ник (62%), Саратовская золотистая (48%), Елизаветинская (48%) или же к 3-му классу – Золотая волна (48%). У двух сортов отмечены растения 4-го класса вариации по количеству зерновок колоса – Людмила (12%) и Золотая волна – 4%.

Среди инорайонных сортов пшеницы в совокупности бóльшее число растений по количеству зерновок колоса отмечено во 2- и 1-ом классах вариации – соответственно 42% и 30%, часть растений отнесены к 3-му классу (22%) и часть к 4-му (5%). Многим инорайонным сортам свойственно наличие растений 4-го класса вариации по количеству зерновок колоса – Безенчукская 182 (12%), Безенчукская степная (12%), Омский янтарь (12%), Ангел (8%), Зарница Алтая (8%), Алтайская Нива (8%), Алтайский янтарь, Харьковская 23, Безенчукский янтарь - 4%. По этому свойству инорайонные сорта отличаются от сортов саратовской селекции.

В отличие от предыдущего года в 2008 г. среди сортов саратовской селекции характерно наличие некоторого числа растений, отнесенных к 4-му классу вариации по количеству зерновок колоса. Особенно это свойственно сортам Мелянопус 26, Елизаветинская, Людмила, Гордеиформе 432, Мелянопус 69, Ник, Аннушка. Для инорайонных сортов в условиях вегетации 2008 г. также

как и сортам саратовской селекции характерно наличие бóльшего числа растений во 2-ом и 3-ем классах вариации по количеству зерновок колоса - соответственно 48 и 39%.

Таким образом, условия вегетации существенно сказываются на распределении растений в агропопуляции по классам вариации количества зерновок колоса. Среди сортов саратовской селекции в условиях экстремального по агроклиматическим условиям года характерно большее число растений: стародавним сортам – 1-го класса, новым сортам - 2- и 3-го классов, а некоторым из них 4-го класса вариации. Среди инорайонных сортов может наблюдаться различное распределение по классам вариации количества зерновок колоса, что, очевидно, связано с происхождением сорта.

В условиях вегетации 2007 г. основное число главных побегов пшеницы сортов саратовской селекции по массе зерновок колоса находилось в 1-ом и 2-ом классах вариации. По группе новых сортов выявлено, что некоторым сортам свойственно бóльшее относительно среднего значения число растений соответствующего класса: 1-го класса – Золотая волна (96%), Саратовская 59 (80%), Крассар (76%), Аннушка (68%); 2-го класса – Ник (52%), Людмила (48%), Саратовская золотистая (44%), Валентина и Елизаветинская (40%); 3-го класса вариации – Людмила (28%), Саратовская золотистая (24%), Ник (14%), Валентина – 12%. Примечательно, что у двух сортов, Людмила и Валентина, наблюдались растения 5-го класса вариации по массе зерновок колоса – соответственно 12 и 4%. Среди инорайонных сортов пшеницы в условиях 2007 г. большее число растений по массе зерновок отмечено в 1-ом классе вариации (43%), часть растений отнесены ко 2-му классу (36%) и часть к 3-му (18%) и 4-му.

В условиях вегетации 2008 г., который как уже неоднократно отмечалось, отличался более благоприятными погодными условиями, среди стародавних сортов саратовской селекции бóльшее число растений по этому элементу продуктивности соответствовало 2-му классу вариации - 48%, среди новых сортов – 3-му и 2-му классам вариации – соответственно 38 и 36%. Некоторое число растений соответствующих сортов распределены в 4- и 5-ом классах вариации. Среди инорайонных сортов в условиях вегетации 2008 г. большее число растений соответствовало 2-му и 3-му классам вариации по массе зерновки колоса – 43 и 30 % соответственно. Также как и в отношении сортов саратовской селекции, некоторые сорта инорайонной селекции отличались бóльшим относительного среднего значения представительством растений соответствующего класса вариации по массе зерновок колоса.

Таким образом, для большинства стародавних сортов саратовской селекции в экстремальных условиях вегетации число растений 1-го класса по массе зерновки составляет 93-100%, тогда как новые сорта выгодно отличаются существенным представительством растений 2- и 3-го классов. В благоприятных условиях вегетации доля растений более высокого класса вариации увеличивается, но для новых сортов сохраняется та же тенденция – большее число растений более высоких классов вариации по массе зерновок колоса по сравнению со стародавними сортами. Аналогичная тенденция присуща и инорайонным сортам. Одной из возможных причин подобного явления является изменение мор-

фологии растений с лучшим развитием листьев верхних метамеров, продолжительности их работы, распределением биомассы между частями побега в течение онтогенеза, особенно в фазы цветения, налив зерна.

Согласно предложенной методики (Морозова, 1983,1986) оценки сбалансированности развития элементов продуктивности колоса по завершении вегетации считается, что наиболее оптимальным для реализации потенциалов колоса на этапах формирования колосков, цветения и налива зерна является расположение полученных из анализа структуры урожая вариационных кривых элементов продуктивности колоса таким образом, чтобы их максимальные значения приходились на более высокие один-два класса.

В 2007 г. среди сортов саратовской селекции к сбалансированному типу морфогенетических систем пшеницы по элементам продуктивности колоса, числу колосков, числу зерновок и их массе, не были отнесены ни один из изучаемых 13 сортов. Среди сортов инорайонной селекции к сбалансированному типу морфогенетических систем растений были отнесены только два сорта – Безенчукская степная и Харьковская 23.

В 2008 г. к сбалансированному типу морфогенетических систем пшеницы из 13 сортов саратовской селекции были отнесены более половины из них, в частности 7 сортов - Мелянопус 69, Мелянопус 26, Саратовская 40, Саратовская 59, Саратовская золотистая (рис. 1), Золотая волна, Крассар.

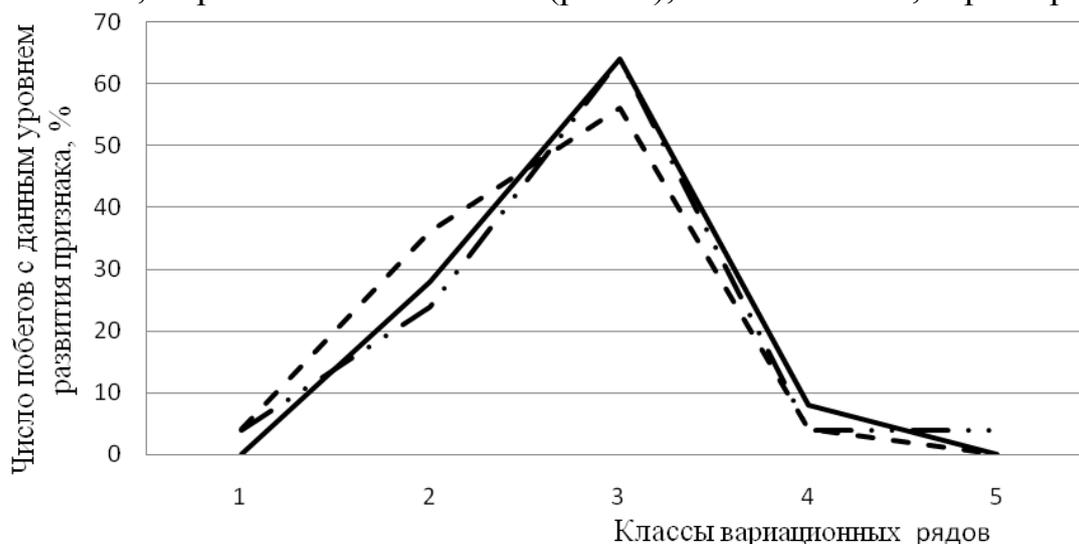


Рис.1. Вариационные кривые элементов продуктивности побегов Саратовская золотистая

— Число колосков, шт. - - Число зерновок, шт. — · Масса зерновки, мг.

В 2008 г. среди инорайонных сортов к сортам сбалансированного типа морфогенетических систем растений нами были отнесены 4 сорта из 15 – Безенчукский янтарь, Алтайский янтарь, Алейская, Belikh 2.

В 2009 г. среди сортов саратовской селекции к сбалансированному типу морфогенетических систем пшеницы были отнесены только 2 сорта, которые этим же свойством отличались и в предыдущий год, - это сорта Мелянопус 69 и Мелянопус 26. Данное свойство этих сортов является на наш взгляд весьма ценным, что служит обоснованием для многочисленных скрещиваний этих сортов (Васильчук, 2003) с другими с целью получения более устойчивых и

урожайных сортов.

Анализ вариационных кривых элементов продуктивности побегов исследуемых сортов пшеницы позволяет заключить, что в конкретных агроклиматических условиях лишь несколько сортов могут максимально проявить свои потенциальные возможности, отмечаемые первоначально на уровне зерновки. С момента посева семян формирование и развертывание элементов метамеров будет происходить при разном балансе донорно-акцепторных отношений между элементами метамеров, как и самими метамерами (Степанов, 2001). В итоге, близкий по величине урожай зерна, может достигаться разными средствами, с разными затратами продуктов энергетического и пластического обменов.

## ГЛАВА 5. ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ КОЛОСА ЯРОВОЙ ТВЁРДОЙ ПШЕНИЦЫ

Изучение некоторых особенностей первичного органогенеза побега на примере группы сортов твёрдой пшеницы (Мелянопус 69, Саратовская 40, Саратовская золотистая, Ник, Золотая волна) показало, что как стародавние, так и районированные сравнительно недавно сорта, отличаются между собой по числу метамеров зародышевой почки зерновок, длине листьев, размерам конуса нарастания побегов. Большая суммарная длина листьев зародыша зерновки отмечена у таких сортов как Саратовская 40 (районирован в 1974 г.) и Ник (районирован в 2000 г.).

Стартовые различия в длине примордиев листьев отражаются на последующем развитии проростков пшеницы (табл. 3). На 4-ый день вегетации длина конуса нарастания составляла от 45 до 78 мкм, ширина - от 75 до 112 мкм в зависимости от сортовой принадлежности. При этом пластохрон изменялся только у одного из пяти сортов – Мелянопус 69, у остальных сортов конус нарастания находился в 4-ом пластохроне. Отношение длины конуса к его ширине варьировало от 0,47 (Золотая волна) до 0,94 (Ник), что определялось в значительной степени фазой пластохрона. На 4-ый день вегетации существенно возрастает по сравнению с конусом нарастания длина примордиев листьев эмбрионального побега зародыша, что указывает на существенные различия в скорости деления и растяжения клеток конуса нарастания и примордиев листьев, растущих в этот момент апикально и не разделенных на пластинку и влагалище. Наиболее существенный прирост 1-го листа отмечен у сортов Ник и Саратовская 40 – соответственно 244 и 242 % (табл. 3).

Различие исследуемых сортов яровой пшеницы по степени развития побегов уже в начале вегетации прослеживалось и в последующий период. На 13 день вегетации, при наличии одного ассимилирующего листа и шильце второго, наблюдается различие по числу метамеров вегетативной зоны побега между сортами твердой пшеницы. Число метамеров в зависимости от сортовой принадлежности составляло от 5 до 7 шт. В последующем это различие сохранялось. Наибольшее отставание по темпам формирования метамеров конусом нарастания главного побега отмечено у сортов Мелянопус 69 и Золотая волна.

Образование конусом нарастания метамеров генеративной зоны побега у исследуемых сортов *T. durum* отмечалось на 22-25 день с момента посева. Более

позднее начало формирования генеративных метамеров отмечено у сортов Золотая волна и Ник. Число метамеров вегетативной зоны в это время (на 22-25 дни вегетации) составляло у исследуемых сортов от 7-8 шт. (Саратовская 40, Мелянопус 69) до 9-10 шт. (Саратовская золотистая, Золотая волна, Ник), т.е. у более новых сортов число вегетативных метамеров перед началом формирования зачаточного колоса больше, что, вероятно, служит резервом более высокой продуктивности в оптимальных условиях вегетации.

Таблица 3

Состояние проростков пшеницы на 4 день вегетации  
с момента посева, 2008 г.

Показатели	С о р т а				
	Мелянопус 69	Саратовская 40	Саратовская золотистая	Ник	Золотая волна
Пластохрон конуса нарастания побега	4	4	4	4-5	4
Длина конуса нарастания, мкм	59	45	47	78	48
Ширина конуса нарастания, мкм	84	90	75	83	102
Отношение длины конуса нарастания к его ширине	0,70	0,50	0,63	0,94	0,47
Длина 1-го листа, мкм	2411±98	3309±36	2256±53	3256±104	2178±36
Прирост относительно длины 1-го листа зародыша зерновки, %	218	242	205	244	209
Длина 2-го листа, мкм	611±26	638±38	684±39	869±46	767±6
Прирост относительно длины 2-го листа зародыша зерновки, %	169	173	208	205	215
Длина 3-го листа, мкм	255±8	252±9	411±9	284±17	199±5
Прирост относительно 3-го зародыша зерновки, %	236	114	300	145	134
Суммарная длина 1 - 3-го листьев, мкм	3277	4199	3351	3606	3144
Прирост относительно суммарной длины 1 – 3 - го листьев зародыша зерновки, %	208	215	214	185	203

Вступление конуса нарастания во флоральный органогенез с последующим формированием у пшеницы оси колоса и осей колосков наиболее заметно первоначально проявляется в возрастании высоты конуса и изменении его формы. Изменение формы конуса нарастания в эту фазу следует не только в его вытягивании, и некоторого превышения высоты конуса над его шириной, но также в уплощении конуса нарастания в плоскости, перпендикулярной иницирующим локусам последних вегетативных метамеров. Наблюдаемое уплощение наиболее существенно проявляется в средней части конуса, приводя в дальнейшем к тому, что боковые конуса нарастания этой части генеративной зоны побега начинают развиваться более ускоренно.

Заложение метамеров генеративной зоны побега, колосков, начинается в нижней части вытягивающегося конуса нарастания в виде двойных валиков,

верхний из которых соответствует конусу нарастания зачаточного колоска, а нижний - листовому примордию. Верхушка такого листового примордия имеет вильчатую форму, что предопределяет, очевидно, его дальнейшее преобразование в брактеи (зачатки колосковых чешуй).

В ходе последовательных предшествующих пластохронов происходит изменение выраженности цитогистологических зон конуса нарастания побега. Дифференциация меристем по мере формирования зачаточного колоса сопровождается, как отмечено нами, образованием вначале двух крупных проводящих пучков по бокам длинной оси уплощенного конуса, а также возрастанием числа клеток стержневой меристемы, увеличением числа слоев клеток в периферической меристеме - от одного в вегетативную фазу органогенеза к двум и более в это время.

Дифференциация проводящих пучков идет снизу вверх одновременно с ростом терминального конуса нарастания побега и образованием метамеров зачаточного колоса. Образующиеся проводящие пучки связывают формирующийся колос с колосоножкой, отличающейся, как показано (Степанов и др., 2005), по числу проводящих пучков и групп клеток мезофилла у разных видов и сортов пшеницы. Такая последовательность формирования зачаточного колоса, с ранней дифференциацией на среднюю, более развитую, нижнюю и верхнюю части колоса, связана, возможно, в условиях Юго-Востока, с ценотическими эффектами, проявляющимися в это время (Кумаков и др., 1994, 2001). В дальнейшем, по мере продолжающегося роста терминального конуса нарастания с одновременным периодическим заложением колосковых бугорков, дифференциация по морфологической выраженности колосков средней части оси формирующегося колоса и его нижней и верхней частей углубляется.

Высота и ширина, как и соотношение между ними, терминального конуса нарастания в период формирования зачаточного колоса соответствуют аналогичным значениям параметров конуса по завершении формирования им метамеров вегетативной зоны зачаточного побега – 100 x 100 мкм. Очевидно, что эти значения размеров конуса нарастания побега, 100 × 100 мкм, являются максимально достижимыми у яровой пшеницы в процессе роста и вычленения метамеров конусом, как в вегетативный, так и в генеративный период развития. Ранее аналогичное свойство показано для мягкой пшеницы (Степанов, 2001).

Среди исследуемых сортов продолжительность формирования зачаточного колоса составляет от 11 до 16 дней. За это время в зачаточном колосе наблюдалось заложение до 12 - 16 зачаточных колосков, то есть примерно один колосок в сутки. При наличии 1-2 валиков длина зачаточного колоса составляет 206 мкм, 3-4 – 337 мкм, 9-11 – 1085 мкм, т.е. на один валик необходимо 80 -100 мкм длины зачаточного колоса (табл. 4).

Высота терминального конуса нарастания остается практически неизменной в течение формирования генеративных метамеров колоса, варьируя в пределах 102-134 мкм, ширина конуса также изменяется незначительно – от 103 до 125 мкм. Отношение высоты терминального конуса нарастания к его ширине составляет в пределах 0,97 -1,07, что, вероятно является предельной величиной для данного вида пшеницы (табл. 4). Конечная длина зачаточного колоса со-

ставляет в среднем 1,5 мм (от 1200 до 1450 мкм). Учитывая, что среднее число колосков в зачаточном колосе за эти же годы составляло не более 14 штук, следует считать, что в среднем на один колосок приходится примерно 100 мкм длины оси колоса.

Таблица 4  
Формирование колоса яровой твердой пшеницы  
Саратовская золотистая, 2008 г.

Показатели	Число колосковых валиков, шт.					
	1-2	3-4	5-6	7-8	9-11	12-16
Длина, мкм	206±14	337±17	584±43	783±17	1085±35	1450±29
Ширина у основания последнего листа, мкм	138±3	128±9	194±10	202±9	239±12	314±9
Отношение длины к ширине	1,49	2,63	3,01	3,87	4,54	4,62
Высота терминального конуса нарастания, мкм	134±9	110±7	107±7	106±8	110±2	102±3
Ширина терминального конуса нарастания, мкм	125±2	105±2	103±4	108±2	110±2	105±4
Отношение высоты к ширине	1,07	1,05	1,04	0,98	1,0	0,97

Отмечено, что число метамеров генеративной зоны побега составляло у Мелянопус 69 и Саратовской 40 - от 8 до 10 шт., Саратовская золотистая и Ник – от 9 до 13 шт., Золотая волна – от 9 до 14 шт. Таким образом, в органогенезе колоса относительно новых сортов яровой твердой пшеницы выявлено возрастание числа генеративных метамеров.

К моменту прекращения деятельности конуса главного побега и начала заложения верхушечного колоска конусами нарастания почек вегетативных метамеров, в частности метамеров узла кущения, формировалось разное число метамеров 2-го порядка. Выявлены существенные сортовые различия по числу вегетативных и генеративных метамеров во 2-, 3- и 4-ой почках узла кущения. В почках, расположенных ближе к формирующемуся зачаточному колосу главного побега, число вегетативных и генеративных метамеров как правило больше. Возможной причиной этих особенностей развития почек узла кущения является влияние колоса главного побега, стимулирующего ускоренную дифференциацию, и листьев, обеспечивающих трофическое обеспечение почек.

К моменту цветения число метамеров в верхних колосках было сравнимо с их числом в колосках нижней и средней частей колоса. Максимальное число метамеров в верхних и средних колосках зачаточного колоса отмечено у Саратовской золотистой и Ник, а в нижних колосках – у сорта Золотая волна - до 14 метамеров. С момента цветения деятельность конусов нарастания главного и боковых побегов прекращалась. Терминальные конусы нарастания, по нашим наблюдениям, сморщивались и, возможно, лизировались.

Таким образом, проведенные нами исследования позволили установить, что особенности первичного органогенеза, а именно исходное состояние проростков, темпы формирования вегетативной и генеративной сферы, определяют

оптимально возможный при сложившихся условиях габитус растения. В дальнейшем, претерпевая изменения в ходе реализации метамеров через слагающие их элементы, осуществляется становление структуры продуктивности растения путем сокращения числа метамеров или возрастанием роли отдельных его элементов в пределах некоторых метамеров, что является констатацией реальной продуктивности сорта. В возможности редукции метамеров или их элементов проявляется взаимодействие между функциональной активностью конусов нарастания главного и боковых побегов, между темпами дифференциации разветвляющихся листьев и приобретением ими донорной функции.

## ВЫВОДЫ

1. У яровой твердой пшеницы сортов саратовской селекции число колосков составляет от 8,73 (Саратовская 40) до 17,48 (Аннушка) шт. Новым сортам свойственно большее число колосков и меньший размах вариации их числа. Большее число незерненных колосков характерно для стародавних сортов саратовской селекции. Среди инорайонных сортов число колосков, как и для сортов саратовской селекции, варьирует по годам и составляет от 8,0 (Om Rabi 5) до 13,88 (Алейская) шт.

2. Число зерновок в колоске яровой твердой пшеницы саратовской селекции составляет от 0,39 (Гордеиформе 432) до 2,36 (Людмила) шт. Новые сорта характеризуются большей величиной данного признака, причем в более экстремальные по температурному фактору и влагообеспеченности годы ещё более значительно. Среди инорайонных сортов твердой пшеницы число зерновок с колоска достигает от 0,45 шт. (Om Rabi 5) до 1,71 шт. (Безенчукская степная).

3. Масса зерновки яровой твердой пшеницы существенно варьирует по сортам и годам вегетации - от 10 (Саратовская 40) до 54 мг (Ник) мг. В неблагоприятные по агроклиматическим условиям годы масса зерновки новых сортов в два раза больше массы зерновки стародавних сортов саратовской селекции. Среди инорайонных сортов масса зерновки составляет от 23 (Belikh 2, Om Rabi 5) до 49 (Medora) мг.

4. В агропопуляциях сортов твердой пшеницы наблюдается изменение числа растений по классам вариации элементов продуктивности колоса в разные годы вегетации. Для новых сортов саратовской селекции характерно большее число растений более высоких классов. Среди инорайонных сортов может наблюдаться различное распределение по классам вариации элементов продуктивности колоса.

5. В конкретных агроклиматических условиях лишь часть сортов яровой твердой пшеницы максимально проявят свои потенциальные возможности, что зависит от сбалансированности морфогенетических процессов на этапах заложения и реализации элементов продуктивности колоса – количества колосков, числа и массы зерновок, синхронности развития колосков колоса.

6. Формирование метамеров генеративной зоны побега наблюдается спустя 3-3,5 недели с момента посева и идет снизу вверх по мере роста конуса нарастания. Вычленению метамеров зачаточного колоса предшествует уплоще-

ние конуса нарастания в плоскости, перпендикулярной инициирующим локусам последних вегетативных метамеров, и дифференциация двух проводящих пучков. Наиболее выраженное изменение формы в средней части конуса приводит в дальнейшем к тому, что зачаточные колоски этой части генеративной зоны побега начинают развиваться более ускоренно.

7. Наблюдаются сортовые различия по темпам формирования колосков колоса главного побега. К моменту цветения число метамеров в верхних колосках сравнимо с их числом в колосках нижней и средней частей колоса. Максимальное число метамеров в верхних и средних колосках зачаточного колоса отмечено у Саратовской золотистой и Ник, а в нижних колосках у сорта Золотая волна - до 14 метамеров.

#### СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

\* - публикации в печатных изданиях, рекомендованных Перечнем ВАК РФ

1. Горюнов А.А., Кузьмина А.В., Степанов С.А. Морфогенез зачаточного колоса главного побега яровой пшеницы // Вавиловские чтения - 2007: Материалы международной научно-практической конференции. - Саратов: Научная книга, 2007. - С. 133 - 134.

2. Щеглова Е.А., Горюнов А.А., Кузьмина А.В., Степанов С.А. Коэффициент сбалансированности роста листьев – оценочный критерий донорно-акцепторных отношений метамеров побега пшеницы // Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения: Сборник научн. статей. Вып. 10. - Саратов, 2007. - С. 1 - 4.

3. Степанов С.А., Горюнов А.А., Кузьмина А.В. Лимитирующие эндогенные факторы продуктивности яровой пшеницы // Бюллетень Бот. сада СГУ. Вып. 7. - Саратов: «Изд-во Саратовского университета», 2008 г. - С. 259 - 266.

4. \* Степанов С.А., Танайлова Е.А., Горюнов А.А. Развитие листьев зародыша зерновок яровой пшеницы // Вестник Саратовского госагроуниверситета им. Н.И. Вавилова. - Саратов: Изд-во СГАУ, 2008. - № 8. - С. 29 - 32.

5. \* Степанов С.А., Горюнов А.А., Кузьмина А.В. Морфологические различия побега зародыша зерновок из разных частей колоса пшеницы // Вестник Саратовского госагроуниверситета им. Н.И. Вавилова. – Саратов: Изд-во СГАУ, 2009. - № 2. - С. 38 - 40.

6. Горюнов А.А., Прохорова Т.М., Степанов С.А. Развитие побеговой и корневой системы проростков яровой пшеницы сортов саратовской селекции // Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения: Сборник научн. статей. Вып. 11. - Саратов, 2009. - С. 6 - 8.

7. Прохорова Т.М., Горюнов А.А., Степанов С.А. Морфологические особенности развития зародыша зерновок яровой пшеницы саратовской селекции // Эмбриология, генетика и биотехнология: Материалы III Междунар. школы молодых ученых «Эмбриология, генетика и биотехнология». - Саратов: Изд-во Саратов. ун - та, 2009. - С. 81- 85.

8. Степанов С.А., Калинина А.В., Горюнов А.А. Физиологические аспекты технологии селекционного процесса. - Саратов: Изд. центр «Наука», 2010. - 40 с.