

 pismavavilov.ru

DOI 10.18699/LettersVJ-2023-9-09

Обзор

Стадии роста и развития пшеницы и их значение в формировании элементов продуктивности

Т.Т. Ефремова , Е.В. Чуманова

Аннотация: Представлен обзор шкал для оценки роста и развития злаков. Выделены классификации, посвященные оценке внешнего развития растений (фенологические шкалы Фикеса, Задокса, Хауна, BBCH) и развития апикальной меристемы. Кроме того, проанализированы двенадцать этапов органогенеза, а также указан их вклад в формирование элементов продуктивности. Приведено сравнение шкал роста и развития пшеницы, показано, как они соотносятся между собой.

Ключевые слова: пшеница; рост и развитие злаков; фенологические фазы; шкала Фикеса (Feekes); шкала Задокса (Zadoks); шкала Хауна (Haun); шкала BBCH; этапы органогенеза; развитие апекса; морфогенез пестика; элементы продуктивности.

Для цитирования: Ефремова Т.Т., Чуманова Е.В. Стадии роста и развития пшеницы и их значение в формировании элементов продуктивности. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2023;9(2):54-80. DOI 10.18699/LettersVJ-2023-9-09

Благодарности: Работа поддержана грантом РФФИ № 22-26-0085.

Review

Stages of growth and development of wheat and their importance in the formation of productivity elements

T.T. Efremova , E.V. Chumanova

Abstract: An overview of scales for assessing the growth and development of cereals is presented. Scales are highlighted, that describe the external development of plants (the Fickes, Zadoks, Haun, BBCH phenological scales) and those that describe the development of the apical meristem. An overview of the twelve stages of organogenesis is presented separately, and the contribution of these stages to the formation of productivity elements is also indicated. A comparison of wheat growth and development scales is given and how they relate to each other is shown.

Key words: wheat; growth and development of cereals; phenological phases; Feekes scale; Haun scale; Zadoks scale; BBCH scale; stages of organogenesis; development of the apex; pistil morphogenesis; grain yield.

For citation: Efremova T.T., Chumanova E.V. Stages of growth and development of wheat and their importance in the formation of productivity elements. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2023;9(2):54-80. DOI 10.18699/LettersVJ-2023-9-09 (in Russian)

Acknowledgments: The work is supported by the Russian Science Foundation, grant No. 22-26-0085.

Введение

Еще в XIX в. выделены фенологические фазы роста и развития растений. Изучение сроков наступления и продолжительность межфазных периодов у различных видов растений в разных географических зонах служит предметом особой науки – фенологии. Определение точного наступления фаз развития возможно благодаря постоянным многолетним фенологическим наблюдениям. В дальнейшем на основе этих наблюдений составляют фенологиче-

ские карты сезонного развития растений в разных географических зонах.

Полный цикл развития злаковых культур состоит из нескольких фенологических фаз и этапов органогенеза, каждый из которых характеризуется определенными внешними морфологическими признаками и образованием новых органов (Биология..., 1982). Последовательность фенологических фаз от всходов до колошения и цветения закономерна и необратима. Рост и развитие злаков не происходит с

фиксированной скоростью, а продолжительность межфазных периодов динамично меняется в течение всего жизненного цикла растений. Кроме того, продолжительность межфазных периодов претерпевает изменения под воздействием таких факторов окружающей среды, как температура, осадки, интенсивность и продолжительность освещения (Amir, Sinclair, 1991; Евтушенко, Чекуров, 2000, 2008; Файт, Стельмах, 2004; Laurie et al., 2004; Trethowan et al., 2006; Whitechurch et al., 2007; Prasad et al., 2008, 2014; Leather, 2010; Farooq et al., 2011, 2017; Thomas, 2014; Kiss et al., 2017; Hyles et al., 2020; Ullah S. et al., 2020; Kronenberg et al., 2021; Ochagavía et al., 2022). С другой стороны, порядок наступления фенофаз генетически обусловлен и зависит в основном от комбинации генов, определяющих реакцию на яровизацию и фотопериод (Slafer, Rawson, 1994; Стельмах, Мартынюк, 1998; Slafer, Whitechurch, 2001; Appendino, Slafer, 2003; Trevaskis et al., 2003; Laurie et al., 2004; Файт и др. 2006; Whitechurch et al., 2007; Fischer, 2011; Емцева и др., 2013; Sanna et al., 2014; Rademacher, 2015; Киселёва, Салина, 2018; Чуманова и др., 2020; Hyles et al., 2020).

Комплексный подход к познанию процесса роста и развития растений и их взаимосвязи выступает важным элементом эффективных и экономичных систем управления производством пшеницы. Воздействие заморозков, жары, засухи, болезней, насекомых и сорняков можно более точно предсказать, имея четкое представление о взаимосвязи стадий роста и реакции растений на стресс (Сандухадзе и др., 2019; Hyles et al., 2020; Khadka et al., 2020; Ullah A. et al., 2021). Оптимальные сроки внесения удобрений (Гамзикова, 1994; Triboi et al., 2003; Garrido-Lestache et al., 2005; Fuertes-Mendizábal et al., 2010; Schulz et al., 2015; Xue et al., 2016a, b; Wu et al., 2022), гербицидов, инсектицидов и фунгицидов (Tottman, 1977, 1982; Martin et al., 1990; Robinson et al., 2015), регуляторов роста растений (Kolbe, 1974, 1984; Кобыльский и др., 2001; Чекуров, Сергеева, 2003; Романова, Маслов, 2006; Вильдфлуш, 2011; Rademacher, 2015), полива (Cabeza et al., 1993; Angus, Moncur, 1977; Сандухадзе и др., 2019; Rawson, Macpherson, 2000) также лучше определять по стадии роста растений, а не календарной дате.

Распространенный термин «шкала роста» (growth scales) обозначает не все методы, используемые для описания жизненного цикла злаков. Строго говоря, рост растений – это накопление сухого вещества. Развитие растений представляет собой сложную серию событий, которую трудно определить и описать единым образом. Основные методы определения стадий и периодов роста и развития сельскохозяйственных культур подразделяют на те, которые основаны на оценке внешней морфологии растений, видимые невооруженным глазом, и те, которые требуют препарирования верхушки побега (апекса) и развивающегося соцветия под микроскопом. Поскольку развитие апекса и соцветия определить сложнее, чем внешнюю морфологию, именно последнюю чаще используют для описания стадий развития злаков.

В XX в. предпринято много попыток разработки точных и легко применяемых методов для описания важных периодов и стадий развития отдельных видов растений (Troitzky, 1925; Feekes, 1941; Fleckinger, 1948; Haun, 1973; Zadoks et al., 1974; Barber et al., 2015). Ученых всегда интересовали физио-

логические основы, отвечающие за контроль фенологических фаз растений (Mott, McComb, 1975; Suárez-López et al., 2001; Yanovsky, Kay, 2002); анализ и прогнозирование сроков этих видимых событий доминировали в фенологических исследованиях в прошлом (Lieth, 1974; Abu-Asab et al., 2001; Peñuelas et al., 2001, 2002). Традиция записи фенологических событий и наблюдений за многими культурными и декоративными растениями имела место еще в древние времена.

В литературе представлено несколько известных описаний стадий роста для большинства сельскохозяйственных культур. Так A. Landes и J.R. Porter (1989) сравнили 23 шкалы для зерновых культур. Однако при описании одних и тех же стадий роста у одной культуры часто используют разные цифровые коды. Формат кодов различается: в написании могут использовать буквы (Keller, Baggolini, 1954), две или три цифры (Zadoks et al., 1974; Knott, 1987), иногда добавляют знаки препинания (Feekes, 1941; Sylvester-Bradley, 1985). Разнообразие кодов может запутать исследователей, работающих с несколькими культурами, кроме того, создает проблемы при хранении информации в современных компьютерных системах. Для сельскохозяйственных культур без кодов необходимо сохранять нестандартное текстовое описание стадий роста. Если бы описание стадий роста было стандартизировано, оно бы имело одинаковое значение на любом языке. Затем классификацию можно было перевести в электронный вид для поиска стандартного описания на компьютере.

Помимо необходимости единообразного описания стадий роста и развития в научных работах существует потребность в цифровизации рабочих процессов в сельском хозяйстве, чтобы сделать более оптимальной систему принятия решений по вопросам подбора средств защиты растений, сроков внесения удобрений и гербицидов и др. Кроме того, современное развитие агрометеорологии тесным образом связано с изучением метеорологических условий и их взаимодействия с процессами роста и развития сельскохозяйственных культур.

Цель данного обзора заключается в сравнительном анализе ряда шкал роста зерновых культур, принятых во всем мире, а также систем/или шкал, описывающих развитие апекса и соцветия.

История описания стадий роста и развития растений

На протяжении нескольких десятилетий XX в. для описания стадий развития отдельных видов растений созданы и предложены несколько шкал. N.N. Troitzky исследовал связь между появлением яблонного долгоносика-цветоеда (*Anthonomus pomorum* L.) и фенологическим развитием цветочных бутонов (Troitzky, 1925; цит. по: Meier et al., 2009). Ученый разделил формирование почек яблони на три стадии и двенадцать фаз. Предложенная шкала начального развития для древесных плодовых растений также использована в работах M. Klemm (1937) и A. Soenen (1951, 1952) по защите растений, а также J. Fleckinger (1948) для описания стадий фенологического развития яблони и груши. Он присвоил заглавные буквы от А до I основным фазам и обозначил их цифрами от 1 до 4. Эту классификацию широко использовали до 1994 г.

Таблица 1. Последовательность фаз развития злаковых растений по А.И. Руденко**Table 1.** Phases of cereal plant development by A.I. Rudenko

Фаза	Признаки фаз развития
Всходы	На поверхности почвы показались первые развернувшиеся на конце coleoptilya листочки
Развитие третьего листа	Из пазухи развернувшегося ранее 2-го листа показалась верхушка третьего листа. Длина 3-го листа условно принимается в 1.2 см
Кущение (образование боковых побегов)	Из пазухи влагалищного листа первого бокового побега появилась верхушка еще свернутого в трубочку листа (длина листа условно принимается в 1 см)
Выход в трубку	У главного побега начинаются рост стебля (т. е. начало удлинения междоузлий зачаточного стебля, находящегося в центре основания главного побега) и образование соломины с обозначением стеблевого узла. При выходе в трубку отмечают тот момент, когда у главного побега на расстоянии от 1.5 до 2 см от поверхности почвы появился первый стеблевой узел
Колошение	Из влагалища верхнего листа показалась половина колоса или вершина (три-четыре колоска)
Цветение	В средней части колоса (пшеница) происходит раскрытие цветковых чешуй отдельных цветков, и снаружи колосков появляются вполне созревшие пыльники, выбрасывающие пыльцу
Молочная спелость	Зерно в средней части колоса достигло в длину нормальных размеров спелого зерна (зерно в это время в длину занимает всю внутреннюю часть между цветковыми чешуями), а содержимое зерна у пшеницы похоже на хлопья свернувшегося молока. Зародыш зерна остается еще мягким, но уже настолько развился, что обладает способностью к прорастанию
Желтая или восковая спелость	Зерно в средней части колоса целиком пожелтело, мнется как воск и легко режется ногтем. При сгибании зерно дает изгиб и в конце концов разламывается. Содержимое зерна в фазе восковой спелости трудно выдавливается из оболочки, напоминая крутое подсохшее тесто, из которого можно катать шарики. В большинстве случаев зерно теряет зеленую окраску и желтеет сначала в верхней части и со спинной стороны, а потом уже с брюшной стороны и в нижней части. В фазе восковой спелости количество влаги в зерне уменьшается до 0–25 %
Полная спелость	Ассимиляция полностью прекращается, растение окончательно засыхает, а зерна теряют лишнюю воду (до 10–14 %) и отвердевают

Рост пшеницы и других злаков в России впервые начал исследовать В.А. Благовещенский (1927), а за ним и другие ученые (Чижов, 1946; Иванов, 1948). А.И. Руденко (1950) представил единую систему обозначения фенофаз с указанием их морфологических признаков (табл. 1). По результатам исследования и обобщения при фенологических наблюдениях над зерновыми злаками (рожь, пшеница, овес, ячмень, просо и рис) им предложена обязательная фиксация девяти фаз: всходы, 2–3-й лист, кущение, выход в трубку, колошение или выметывание, цветение, молочная, восковая и полная спелость. Однако еще А.А. Сапегин (1883–1946) первым обратил внимание на морфологические признаки стадий онтогенеза хлебных злаков, которые обозначил как: 1 – листостебельная, 2 – колосковая, 3 – цветковая, 4 – половая, 5 – зародышевая или семенная (Заблуда, 1974).

Шкалы показателей роста, определяющих развитие зерновых культур

Для цифрового обозначения стадий роста и развития разработано несколько шкал, в которых ключевым стадиям роста присвоена цифра. Среди них наиболее часто используют шкалы Фикеса, Задокса, Хауна и классификацию по системе ВВСН (Каленская и др., 2018; Fowler, 2018; международная система ВВСН¹). Цель применения данных шкал состоит не

только в необходимости стандартного описания стадий роста, но также в возможности использования сокращенного цифрового кода вместо длинных описаний. К недостаткам заявленных классификаций относится описание аналогичных или одной и той же стадий у разных культур с помощью разных кодов. Как правило, неспециалисту трудно сопоставить одну шкалу с другой.

Шкала Фикеса (Feekes scale)

На основе шкалы голландского агронома Виллема Фикеса (1907–1979) в 1941 г. опубликован первый цифровой код для зерновых культур (десятичный) (Feekes, 1941; Large, 1954). Выделены 11 основных фаз, каждая из которых делится на 10 подфаз (от 0 до 9) с указанием их морфологических или метрических признаков – начиная с появления всходов и заканчивая созреванием зерна (табл. 2). В основу классификации Европейского сообщества по селекции растений (EUCARPIA) также положена шкала Feekes. Аналогичные шкалы используют в США (Simmons et al., 1985) и Канаде (Fowler, 2018).

Шкала Задокса (Zadoks scale)

Новый этап в изучении роста и развития зерновых культур, описывающих фенологические стадии растений, произошел после публикации J.C. Zadoks, T.T. Chang, C.F. Konzak (1974). Авторы разработали скорректированную и уточненную шкалу для зерновых и риса, которая до сих пор распространена и служит официальным стандартом для многих международных организаций (табл. 3). Шкала Zadoks

¹ Цит. по: Что такое «ВВСН» и для чего необходима международная система определения фенологических фаз растений? Доступно: <https://agrostory.com/info-centre/knowledge-lab/chto-takoe-bbch-i-dlya-chego-neobkhodima-mezhdunarodnaya-sistema-opredeleniya-fenologicheskikh-faz-r/>

Таблица 2. Шкала стадий развития злаков по Feekes
Table 2. Scale of developmental stages of cereals according to Feekes

Прорастание	1	Один побег, первый лист пробивается через колеоптиле
	2	Начало кущения: главный побег и один побег кущения
Кущение	3	Сформированы побеги кущения, листья часто закручены по спирали. Главный побег и шесть побегов кущения
	4	Влагалища листьев удлиняются, начинает вытягиваться псевдостебель из листовых влагалищ
	5	Листовые влагалища полностью удлиняются, образуя сильно прямостоячий псевдостебель
Рост стебля	6	Первый узел стебля виден у основания побега
	7	Сформирован второй узел стебля, виден предпоследний лист
	8	Флаговый лист виден, но все еще свернут
	9	Видна лигула флагового листа
Колошение	10	Влагалище флагового листа вздуто
	10.1	Первые колоски колоса хорошо видны
	10.2	Появилась 1/4 часть колоса
	10.3	Появилась 1/2 часть колоса
	10.4	Появилось 3/4 части колоса
Цветение	10.5	Колос появился полностью
	10.5.1	Начало цветения: цветет середина колоса
	10.5.2	Цветет верхушка колоса
	10.5.3	Цветет нижняя часть колоса
Созревание	10.5.4	Цветение завершено, при раздавливании зерновки выделяется жидкость прозрачного цвета
	11.1	Стадия молочной спелости зерна
	11.2	Зерно мучнистое, мягкое, но сухое. Вмятина от ногтя выпрямляется. Стадия – мягкая восковая спелость
	11.3	Зерно твердое; трудно разделить ногтем. Стадия твердого теста
	11.4	Зерно готово к уборке, соломина сухая

Примечание. Здесь и далее в табл. 3 данные приведены из Visual guide winter wheat. Development and growth staging. Доступно: https://coolbean.info/wp-content/uploads/sites/3/2018/04/2018_WheatGrowthStages_FINAL.pdf

охватывает все этапы развития (от посева семян до сбора урожая), обеспечивая систему регистрации стадий развития, которые можно легко наблюдать в поле; кроме того, является двузначной, имеет легко запоминающийся цифровой код и поддается компьютеризации лучше, чем шкала Feekes. Рост пшеницы делится на 10 основных стадий (10, 20, 30 и т. д.), каждая из которых в свою очередь включает 10 вторичных стадий: всходы (0–10), рост проростков (Z 11–19) (рис. 1), кущение (Z 20–29) (рис. 2), удлинение стебля (Z 30–36) (рис. 3), трубкование и появление флагового листа (Z 37–49) (рис. 4, 5), колошение (Z 51–60) (рис. 6, 7), цветение (Z 61–69) (рис. 8, 9), молочная спелость (Z 70–79) (рис. 10), тестообразная спелость (Z 81–89) (рис. 11) и созревание (Z 91–99) (рис. 12, табл. 3).

В дальнейшем D.R. Tottman (1987) представил подробную систему оценки с точными определениями и иллюстрациями. Ученый также подчеркнул преимущества десятичного кода, отметив, что он позволяет составлять подробные описания отдельных растений, прост в освоении и применим практически во всех ситуациях, благодаря чему стал выбором большинства исследователей. Важно отметить, что десятичный код подходит для большинства зерновых культур, что позволяет применять его даже в многовидовых экспериментах. В то же время корреляция между стадиями по десятичному коду и развитием апекса часто невелика.

Шкала Хауна (Haun scale)

Шкала J.R. Haun (1973) отражает стадии развития листьев на главном побеге и использована во многих физиологических исследованиях в связи с развитием представления о филлохроне, как о периоде между последовательным появлением листьев на главном стебле и влиянием факторов окружающей среды на появление листьев, особенно температуры (Klepper et al., 1982; Bauer et al., 1984; Kirby et al., 1985; Cao, Moss, 1989, 1991; Hay, Delecolle, 1989; Wilhelm, McMaster, 1995; Cabeza et al., 1996; Ochagavía et al., 2022). Филлохрон определяет частоту образования листьев у побега. Шкала Haun делится на 16 стадий. Стадия 1 – появление первого листа из колеоптиля, а стадия 16 – затвердевание зерна. По шкале Haun стадии 1–9 представляют полное появление первого, второго, третьего и последующих листьев на главном побеге. Развитие первого листа пшеницы определяется с помощью следующих цифр – 0.0, 0.2, 0.4, 0.6, 0.8 и 1.0, где 0.0 – появление листа из колеоптиля, а 1.0 – появление второго листа. После появления флагового листа оставшееся видимое морфологическое развитие складывается из четырех дополнительных цифр: рост флагового листа, трубкование, появление колоса, удлинение стебля. Рост флагового листа определяется с помощью цифр $x.2$, $x.4$, $x.6$, $x.8$ и $1 + x.0$. X означает порядковый номер флагового листа. Эта фаза завершается с появлением первых признаков набухания листового влагалища. Числовое обозна-

Таблица 3. Стадии роста пшеницы по шкалам J.C. Zadoks и W. Feekes
Table 3. Wheat growth stages according to J.C. Zadoks and W. Feekes scales

Прорастание Z 00–09	Z 00	Сухое зерно	Шкала Фикеса		
	Z 01	Начало набухания зерна			
	Z 03	Набухание зерна завершено			
	Z 05	Появление ростка с первичным корешком			
	Z 07	Колеоптиль появился из зерновки			
	Z 09	Лист появился из верхушки колеоптиля			
Рост проростка Z 10–19	Z 10	Первый лист пробивается через колеоптиль	Кущение	1	
	Z 11	Первый развернутый лист			
	Z 12	2 листа развернуты			
	Z 13	3 листа развернуты			
	Z 14	4 листа развернуты		Лист развернут, когда видны его лигула и кончик следующего листа	
	Z 15	5 листьев развернуты			
	Z 16	6 листьев развернуты			
	Z 17	7 листьев развернуты			
	Z 18	8 листьев развернуты			
Кущение Z 20–29	Z 19	9 и более листьев развернуты			
	Z 20	Только основной побег			
	Z 21	Основной побег и 1 побег кущения (начинается кущение)		2	
	Z 22	Основной побег и 2 побега кущения			
	Z 23	Основной побег и 3 побега кущения			
	Z 24	Основной побег и 4 побега кущения			
	Z 25	Основной побег и 5 побега кущения			
	Z 26	Основной побег и 6 побегов кущения		3	
	Z 27	Основной побег и 7 побегов кущения			
	Z 28	Основной побег и 8 побегов кущения			
Удлинение побега Z 30–39	Z 29	Основной побег и 9 и более побегов кущения			
	Z 30	Побеги прямостоячие, первое междоузлие начинает удлиняться, верхушка колоса не менее чем на 1 см выше узла кущения		4–5	
	Z 31	Обнаруживается 1-й узел	Рост стебля	6	
	Z 32	Обнаруживается 2-й узел		7	
	Z 33	Обнаруживается 3-й узел			
	Z 34	Обнаруживается 4-й узел			
	Z 35	Обнаруживается 5-й узел			
	Z 36	Обнаруживается 6-й узел			
Z 37	Флаговый лист не развернут	8			
Z 39	Лигула флагового листа хорошо видна, флаговый лист полностью развернут	9			
Трубкавание Z 40–49	Z 40	-----			
	Z 41	Влагалище флагового листа удлиняется			
	Z 45	Влагалище флагового листа чуть заметно вздуто		10	
	Z 47	Раскрытие влагалища флагового листа			
	Z 49	Видны первые ости колоса			
Колошение Z 50–59	Z 50	Виден первый колосок колоса из влагалища листа	Колошение	10.1	
	Z 53	1/4 колоса появилась		10.2	
	Z 55	1/2 колоса появилась		10.3	
	Z 57	3/4 колоса появилось		10.4	
	Z 59	Колос появился полностью		10.5	

Окончание таблицы 3

Цветение Z 60–69	Z 60	Начало цветения	Цветение	10.5.1
	Z 65	Цветет половина колоса		10.5.2
	Z 69	Цветение завершено		10.5.3
Стадия молочной спелости Z 70–79	Z 70	-----	Созревание	10.5.4
	Z 71	При раздавливании зерновки выделяется жидкость прозрачного цвета		
	Z 73	При раздавливании зерновки выделяется жидкость молочного цвета. Зерно зеленое		
	Z 75	Содержание зерновок молочное, однако при раздавливании зерновки выделяется более густая, чем раньше, жидкость молочного цвета. Зерна еще зеленые		
	Z 77	Поздняя молочная спелость		11.1
Стадия тестообразной спелости Z 80–89	Z 80	-----	Созревание	11.2
	Z 83	Эндосперм напоминает тесто. Ранняя тестообразная спелость		
	Z 85	Мягкая тестообразная спелость		
	Z 87	Твердая тестообразная спелость		
Полная спелость Z 90–99	Z 90	-----	Созревание	11.3
	Z 91	Зерно жесткое (трудно разделить с помощью ногтя)		
	Z 92	Зерно твердое (больше не вдавливаются ногтем)		11.4
	Z 93	Зерно осыпается		
	Z 94	Перезрелость, солома отмирает и разрушается		
	Z 95	Семена в состоянии покоя		
	Z 96	Жизнеспособные семена, дающее 50 % всхожести		
	Z 97	Семена вышли из состояния покоя		
	Z 98	Индукцируется вторичный покой		
	Z 99	Потеря вторичного покоя		

чение стадии набухания листового влагалища начинается на один больше, чем число листьев, образованных главным побегом, т. е. номер флагового листа плюс один (например, 1 + x.2, 1 + x.4, 1 + x.6, 1 + x.8 и 2 + x.0). Это может привести к путанице, поскольку номер флагового листа не является постоянной величиной для всех сортов. По этой причине шкалу Haun используют в основном для описания стадий роста до стадии набухания листового влагалища. Эта фаза завершается, когда начинает появляться колос. Появление колоса описывается как 2 + x.2, 2 + x.4, 2 + x.6, 2 + x.8 и 3 + x.0. D.B. Fowler (2018) провел сравнение шкал Haun, Feekes и Zadoks (табл. 4). Как видно из таблицы, цифровые обозначения стадий не совпадают, что может привести к путанице. Поэтому для описания и изучения роста желательно применять один код из всех известных на данный момент.

Код BVCH

К концу 1980-х гг. растущие взаимосвязи в международных исследованиях, посвященных сельскохозяйственным культурам, и электронная обработка результатов потребовали создания международной системы со стандартным опи-

санием и кодированием стадий развития растений. Такая система была также необходима для улучшения коммуникации между сельскохозяйственными науками и другими научными дисциплинами, такими как селекция, энтомология, фитопатология, ботаника и фенология. В ответ на это две рабочие группы из Германии (в то время разделенной на Западную и Восточную) одновременно разработали новые шкалы. Федеральный центр биологических исследований в области сельского и лесного хозяйства ФРГ (The Federal Biological Research Centre for Agriculture and Forestry, BBA) опубликовал с 1979 по 1988 г. серию буклетов с описанием фенологических стадий определенных культур (Meier, 1985), а члены Академии сельскохозяйственных наук ГДР разработали скоординированный десятичный код для многочисленных культур (Buhtz et al., 1990)

Тем не менее цель единой кодировки так и не была реализована. Вторая группа разработчиков единой международной шкалы состояла из сотрудников четырех компаний, которые на протяжении десятилетий проводили полевые сельскохозяйственные исследования. Авторы сформировали

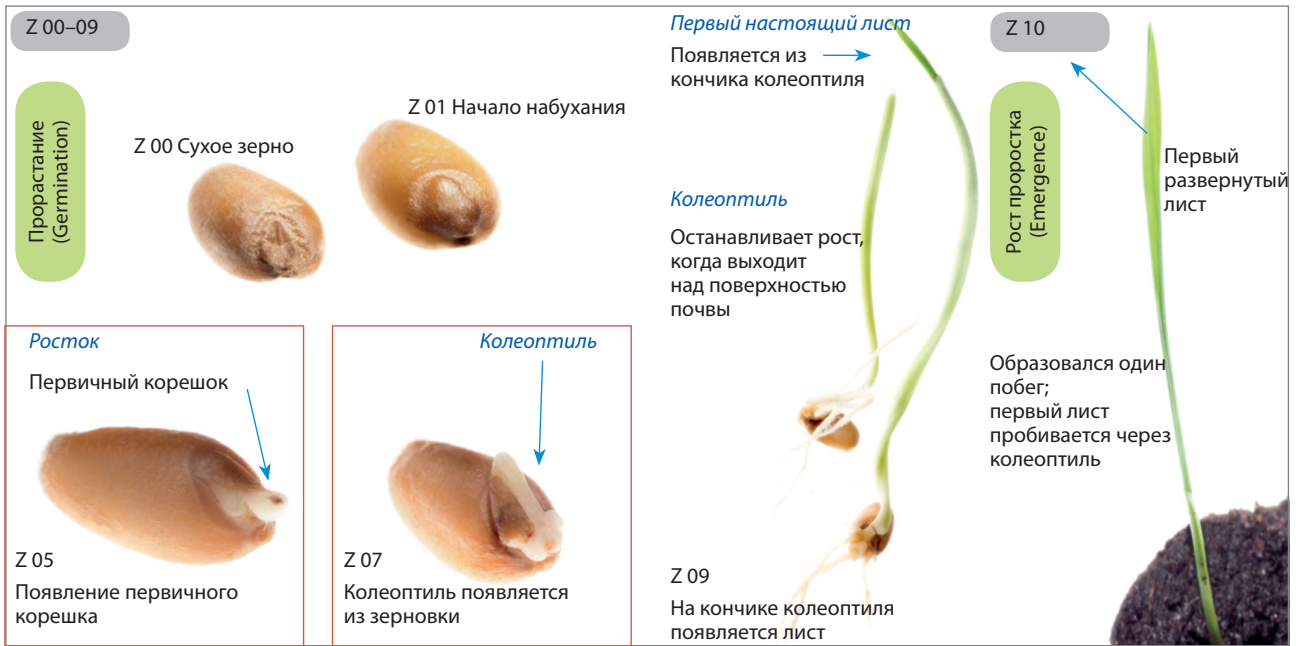


Рис. 1. Стадии роста пшеницы Z 00–10 по J.C. Zadoks et al. (1974)
Fig. 1. Stages of wheat growth Z 00–10 according to J.C. Zadoks et al. (1974)



Рис. 2. Стадии роста озимой пшеницы Z 21–29 по J.C. Zadoks et al. (1974)
Fig. 2. Growth stages Z 21–29 of winter wheat according to J.C. Zadoks et al. (1974)

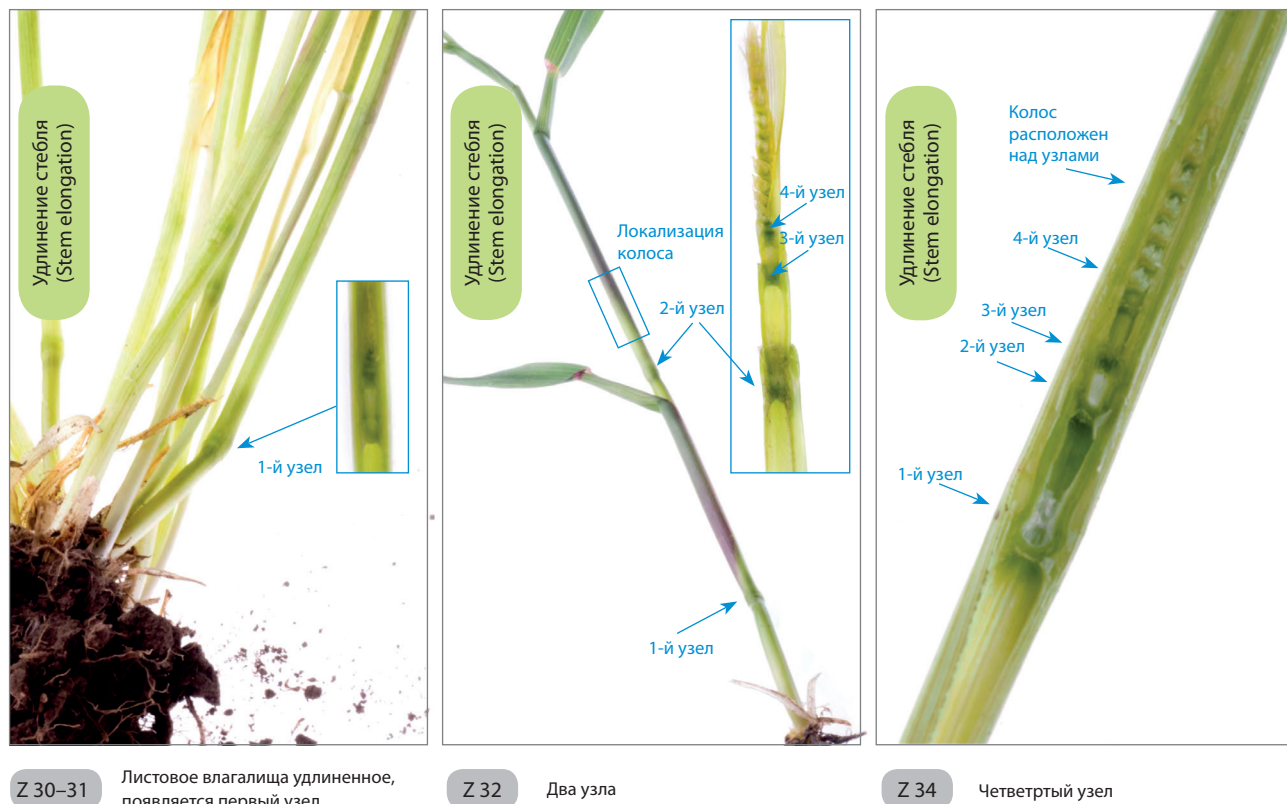


Рис. 3. Стадии роста озимой пшеницы Z 30–34 по J.C. Zadoks et al. (1974)
 Fig. 3. Growth stages Z 31–39 of winter wheat according to J.C. Zadoks et al. (1974)

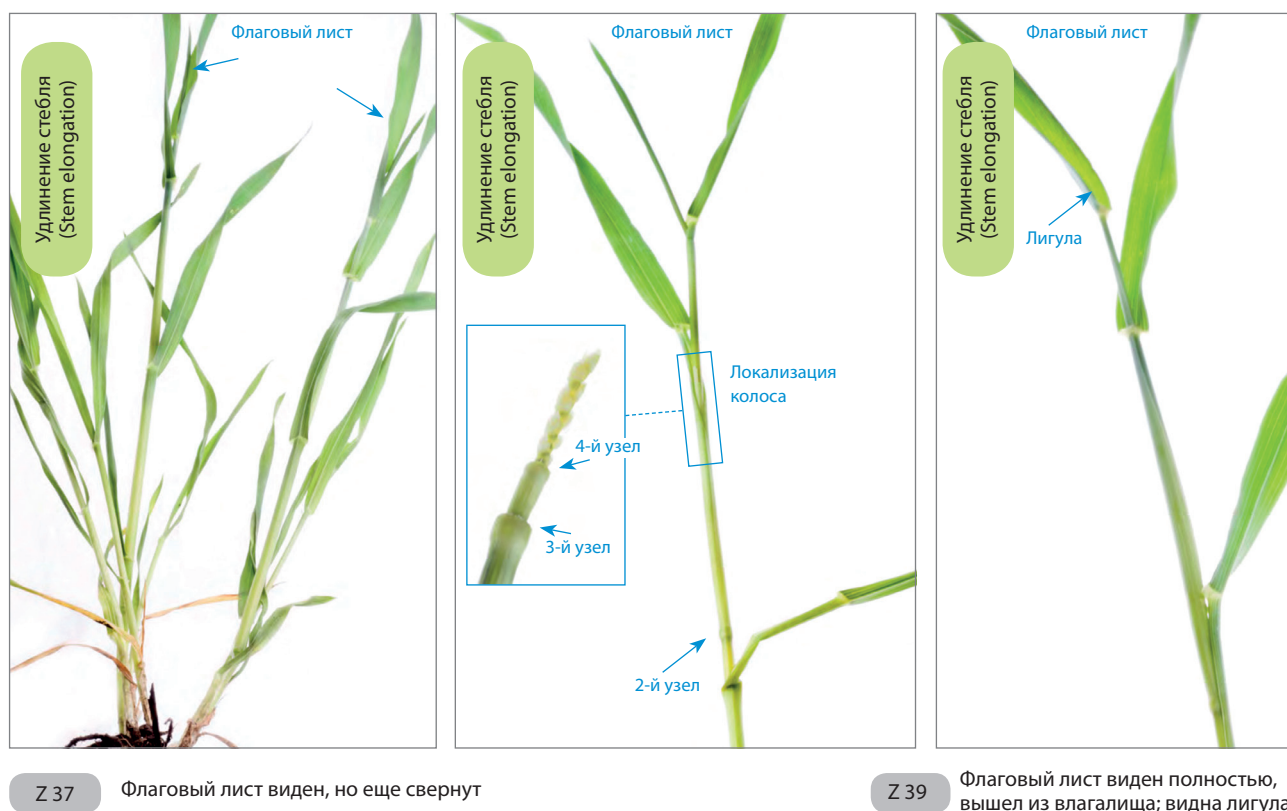
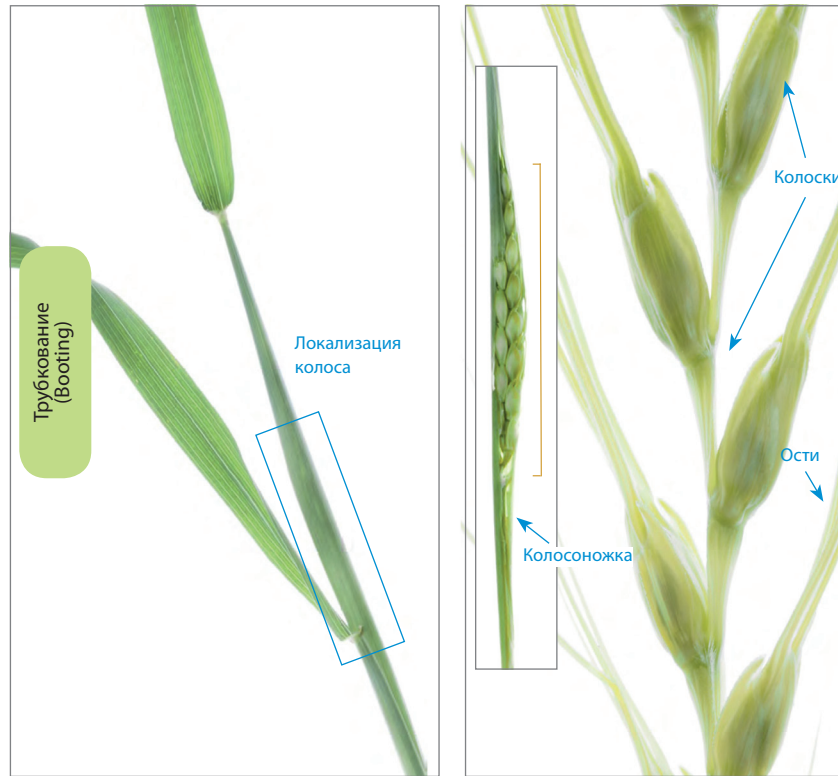


Рис. 4. Стадии роста озимой пшеницы Z 37–39 по J.C. Zadoks et al. (1974)
 Fig. 4. Growth stages Z 37–39 of winter wheat according to J.C. Zadoks et al. (1974)



Z 45 Влагище флагового листа вздуто; колос в листовом влагище

Рис. 5. Стадия роста озимой пшеницы Z 45 по J.C. Zadoks et al. (1974)
Fig. 5. Growth stage Z 45 of winter wheat according to J.C. Zadoks et al. (1974)



Z 50 Видны ости колоса

Рис. 6. Стадия роста озимой пшеницы Z 50 по J.C. Zadoks et al. (1974)
Fig. 6. Growth stage Z 50 of winter wheat according to J.C. Zadoks et al. (1974)

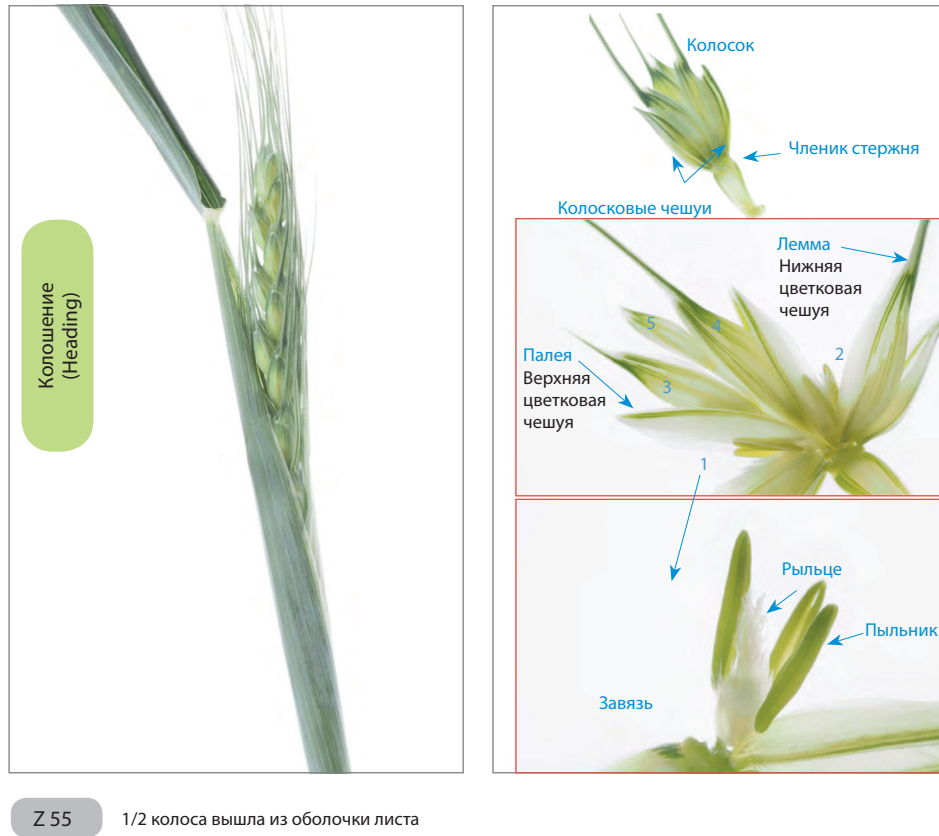


Рис. 7. Стадия роста озимой пшеницы Z 55 по J.C. Zadoks et al. (1974)
Fig. 7. Growth stage Z 55 of winter wheat according to J.C. Zadoks et al. (1974)

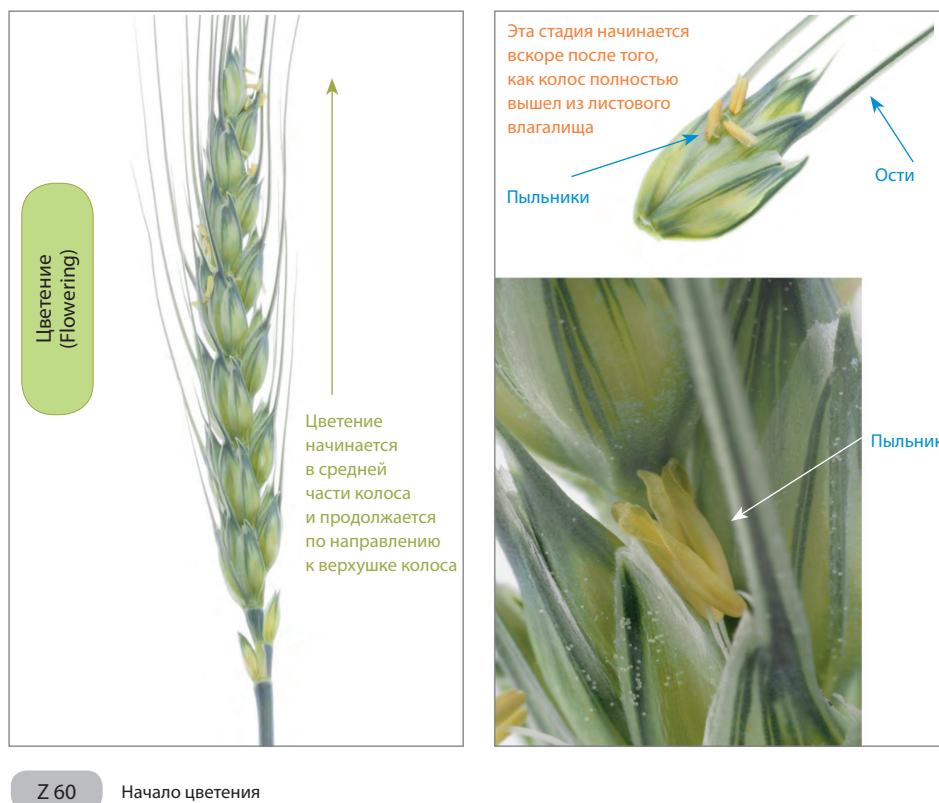


Рис. 8. Стадия роста озимой пшеницы Z 60 по J.C. Zadoks et al. (1974)
Fig. 8. Growth stage Z 60 of winter wheat according to J.C. Zadoks et al. (1974)

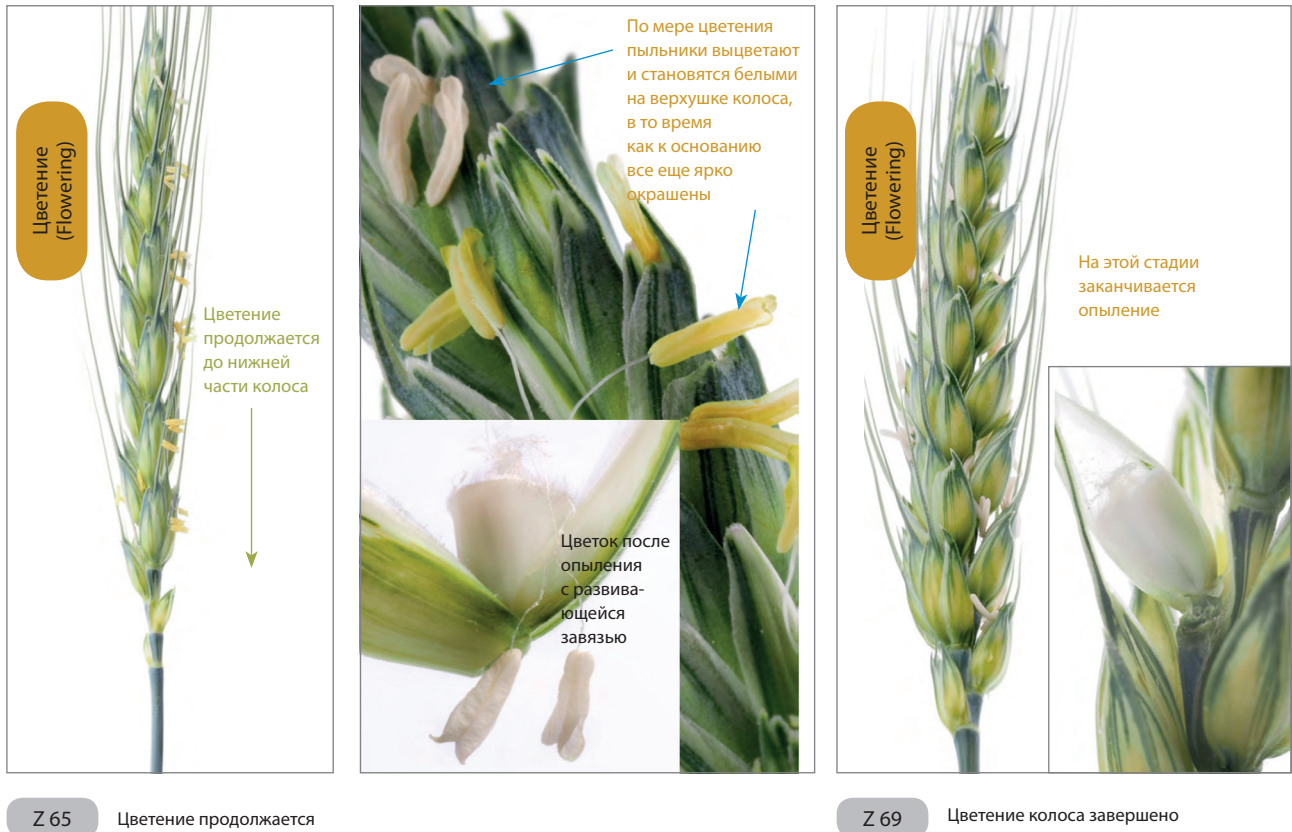


Рис. 9. Стадии роста озимой пшеницы Z 65–69 по J.C. Zadoks et al. (1974)
Fig. 9. Growth stages Z 65–69 of winter wheat according to J.C. Zadoks et al. (1974)

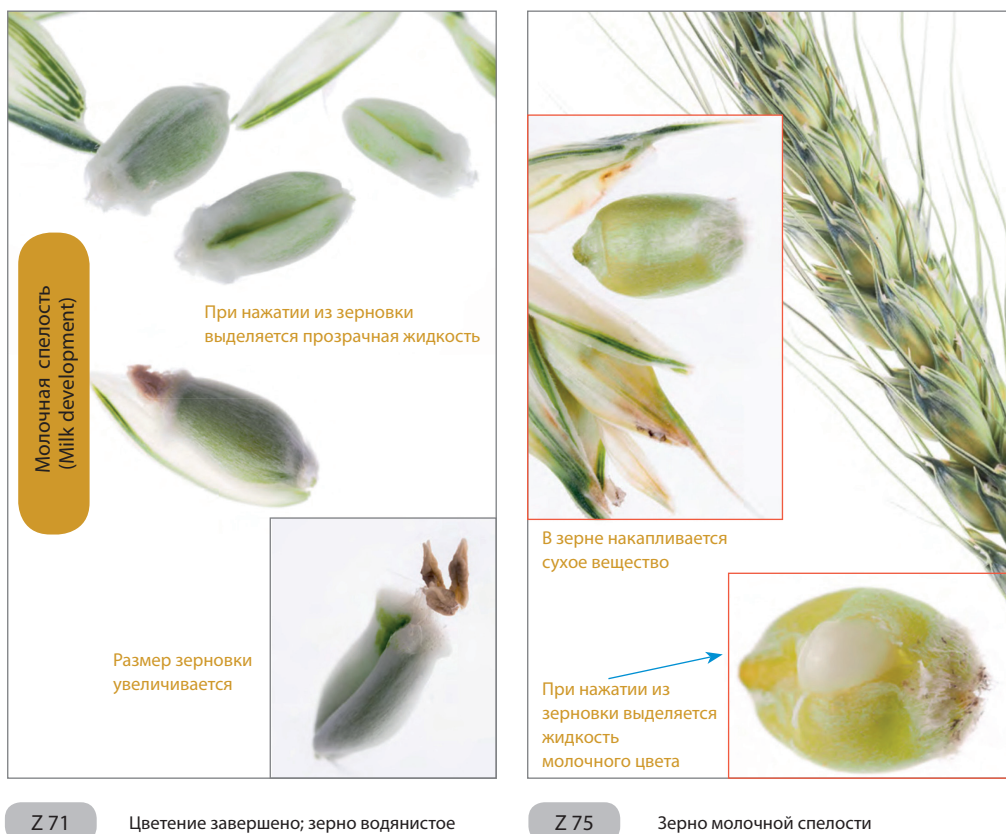


Рис. 10. Стадии роста озимой пшеницы Z 71–75 по J.C. Zadoks et al. (1974)
Fig. 10. Growth stages Z 71–75 of winter wheat according to J.C. Zadoks et al. (1974)



Рис. 11. Стадия роста озимой пшеницы Z 85 по J.C. Zadoks et al. (1974)

Fig. 11. Growth stage Z 85 of winter wheat according to J.C. Zadoks et al. (1974)



Рис. 12. Стадии роста озимой пшеницы Z 91–92 по J.C. Zadoks et al. (1974)

Fig. 12. Growth stages Z 91–92 of winter wheat according to J.C. Zadoks et al. (1974)

Таблица 4. Сравнение стадий роста озимой пшеницы по шкалам Haun, Feekes и Zadoks (из: Fowler, 2018. С. 1002)
Table 4. Comparison of winter wheat growth stages according to Haun, Feekes and Zadoks scales (from: Fowler 2018. P. 1002)

Шкала			Описание	Шкала			Описание
Haun	Feekes	Zadoks	Прорастание (Germination)	Haun	Feekes	Zadoks	Трубкование (Booting)
		0	Сухое зерно			40	----
		1	Начало набухания	8–9++		41	Влагалище флагового листа удлиняется
		3	Набухание завершено	9.2	10	45	Влагалище флагового листа вздуто
		5	Появление зародышевых корней			47	Раскрытие влагалища флагового листа
		7	Из семени появился coleoptиль	10.1		49	Видны первые ости
0		9	Лист на верхушке coleoptиля				
				Haun	Feekes	Zadoks	Колошение (Heading)
Haun	Feekes	Zadoks	Рост проростка (Seedling development)	10.2	10.1	50	Виден первый колосок колоса
	1	10	Появление первого листа		10.2	53	1/4 часть колоса видна
		11	Первый лист развернут	10.5	10.3	55	1/2 часть колоса видна
1.+		12	Развернуты 2 листа	10.7	10.4	57	3/4 части колоса видны
1.+		13	Развернуты 3 листа	11	10.5	59	Появился весь колос
2.+		14	Развернуты 4 листа				
3.+		15	Развернуты 5 листьев	Haun	Feekes	Zadoks	Цветение (Flowering)
4.+		16	Развернуты 6 листьев	11.4	10.51	60	Начало цветения
5.+		17	Развернуты 7 листьев	11.5		65	Цветение половины колоса
6.+		18	Развернуты 8 листьев	11.6		69	Цветение закончено
7.+		19	Развернуты 9 и более листьев				
8.+				Haun	Feekes	Zadoks	Молочная спелость (Milk)
Haun	Feekes	Zadoks	Кущение (Tillering)			70	---
		20	Только главный побег	12.1	10.54	71	Зерно водянистое
	2	21	Главный побег и 1 боковой	13		73	Ранняя молочная спелость
		22	Главный побег и 2 боковых		11.1	75	Средняя молочная спелость
		23	Главный побег и 3 боковых			77	Поздняя молочная спелость
		24	Главный побег и 4 боковых				
		25	Главный побег и 5 боковых	Haun	Feekes	Zadoks	Восковая спелость (Dough)
	3	26	Главный побег и 6 боковых			80	---
		27	Главный побег и 7 боковых	14		83	Ранняя восковая спелость
		28	Главный побег и 8 боковых		11.2	85	Мягкая восковая спелость
		29	Главный побег и более 9 боковых	15		87	Твердая восковая спелость
Haun	Feekes	Zadoks	Удлинение стебля (Stem elongation)	Haun	Feekes	Zadoks	Полная спелость (Ripening)
	4–5	30	Побеги прямостоячие			90	---
	6	31	Различается 1 узел		11.3	91	Зерно твердое (трудно разделяется ногтем)
	7	32	Различаются 2 узла				
		33	Различаются 3 узла	16	11.4	92	Зерно твердое
		34	Различаются 4 узла			93	Зерновки удерживаются непрочно
			Различаются 5 узлов			94	Переспелость, соломина отмирает и ломается
		35				95	Зерна в состоянии покоя
		36	Различаются 6 узлов			96	50 % семян способны к прорастанию
	8	37	Появляется флаговый лист			97	Семена вышли из состояния покоя
	9	39	Виден язычок флагового листа				Вторичный покой
						98	
						99	Потеря вторичного покоя

Примечание. Значения шкалы Haun от трубкования до созревания зависят от количества листьев на главном стебле. В таблице описаны стадии роста на примере растения с восемью листьями на главном стебле.

ровали рабочую группу, состоящую из представителей государственных органов, науки и промышленности, которая впоследствии опубликовала 27 описаний стадий развития сельскохозяйственных культур и дикорастущих растений на четырех языках (английский, немецкий, испанский, французский) (Meier et al., 2009). Аббревиатура кода BVCH происходит от названия организаций, стоящих у истоков его разработки: **B** – Biologische Bundesanstalt for Land-und Forstwirtschaft (Биологическое федеральное учреждение сельского и лесного хозяйства); **B** – Bundessortenamt (Федеральное сортовое управление); **CH** – Chemical Industry (Химическая промышленность в составе Объединения аграрной промышленности) (Куликович, Куликович, 2014).

Н. Hack и коллеги (1992) впервые опубликовали принципы действительно единой шкалы, а описание стадий развития для наиболее важных культур завершено в книге BVCH – Monograph, Growth Stages of Plants (Meier, 1997). Эти документы внесли значительный вклад во всемирное распространение системы BVCH в исследованиях растений и способствовали решению многих междисциплинарных коммуникационных проблем.

В настоящее время монография BVCH (Meier, 2018) включает 48 идентификационных ключей для сельскохозяйственных культур и дополнительные ключи для многолетних злаков (дву- и однодольные, злаки, многолетние растения). Недавно биология развития многих других сельскохозяйственных культур описана по шкале BVCH для согласования производственных процессов (Rajan et al., 2011; Zhao et al., 2019; Singh et al., 2021).

Шкала BVCH – система единообразного кодирования фенологически сходных стадий роста для всех одно- и двудольных видов растений. Публикация BVCH-кодов для некоторых культур (Bleiholder et al., 1989; международная система BVCH¹) вызвала значительный интерес, и они были быстро приняты во всем мире (Meier et al., 2009). Принцип действия классификации прост и основан на ранее известной шкале, разработанной Zadoks, чтобы избежать значительных отклонений от этого широко используемого фенологического ключа. Преимущество системы кодирования BVCH по сравнению со шкалой Zadoks в том, что она включает одно- и двудольные растения. Согласно коду BVCH, весь процесс вегетации злаков подразделяется на десять основных и десять дополнительных стадий, что позволяет четко классифицировать как основные, так и вторичные этапы роста и развития растений (табл. 5) (Куликович, Куликович, 2014; международная система BVCH¹). Важной вехой для международного признания кодов BVCH, используемых в процессе управления защитой растений, стало решение о введении шкалы BVCH обязательной для всех официальных испытаний средств защиты растений, принятое в 2004 и 2006 гг. EPPO (European and Mediterranean Plant Protection Organization) (Meier et al., 2009).

Развитие конуса нарастания побега пшеницы

Урожайность пшеницы зависит от числа зерен в колосе, которые закладываются в течение длительного периода до начала цветения. Большинство этих процессов происходит,

когда зачаток колоса заключен внутри побега и не виден невооруженным глазом. Для простой и точной идентификации этого периода исследователи используют различные цифровые шкалы развития колоса. Как правило, все известные шкалы включают словесное описание развития верхушки побега (апекса) или, как принято в отечественной литературе – конуса нарастания, с учетом корреляции между размером и номером стадии.

В прошлом предпринято много попыток описать все важные этапы развития колоса. Одно из самых ранних описаний развития апекса ячменя опубликовано J.C. Lermer и G. Holzner (1888). В дальнейшем обширные исследования проведены американским ботаником O.T. Bonnett (1936), который детально описал и наглядно показал на хорошо выполненных микрофотографиях этапы формирования колосьев и метелок, а также различных частей цветков у растений ячменя, пшеницы, овса и кукурузы с момента возникновения недифференцированного конуса нарастания. Такие же исследования в предвоенные годы начаты советскими учеными А.А. Сапегиным, Г.В. Заблудой, С.А. Алекперовым, Д.Г. Лукьяновым. С. Barnard (1955) представил одно из почти полных описаний развития колоса. В 14 этапах он проиллюстрировал последовательность развития апекса от вегетативной стадии до стадии белого пыльника. P.V. Nicholls (1974) также описал почти полную шкалу из 11 стадий. Еще одна шкала введена P. Stefany (1993), который разработал полную шкалу (с апекса до цветения) с идентифицируемыми стадиями на основе иллюстраций ранее опубликованных шкал (Briggle, 1967; Nerson et al., 1980; Gardner et al., 1985; Kirby, Appleyard, 1987).

S.R. Waddington и коллеги (1983) разработали шкалу развития для ячменя и пшеницы от появления всходов (стадия 0) до цветения (стадия 10), основанную на морфогенезе сначала апекса, затем цветков и, наконец, пестика (табл. 6, рис. 13–15), поскольку, по мнению авторов, пестик демонстрирует более заметные, прерывистые изменения в морфологии и росте до цветения, чем другие структуры (например, леммы, ости, пыльники). Однако эта классификация основана на иллюстрациях, посвященных развитию ячменя, а не пшеницы, и не содержит важную стадию – этап терминального колоска. Кроме того, начиная со стадии 4.5 и далее шкала Waddington составлена с учетом только одного признака – развития пестика. Вместе с тем наблюдение за развитием пестика пшеницы представляется трудной задачей, поскольку требует опыта, времени и приборов. Тем не менее следует отметить, что шкала Waddington является полезным инструментом для описания развития отдельных элементов цветка.

Одна из наиболее распространенных шкал для изучения развития апекса у пшеницы подробно описана в работах E.J.M. Kirby, M. Appleyard (1987) и E.J.M. Kirby (2002) с использованием фотографий. На рисунке 16 проиллюстрированы ключевые стадии этой шкалы. Согласно E.J.M. Kirby и M. Appleyard (1987), развитие колоса пшеницы можно разделить на десять стадий.

Вегетативная стадия пшеницы. Растение пшеницы на вегетативной стадии является проростком; вегетативная стадия начинается с момента прорастания до появления на

Таблица 5. Стадии развития зерновых по шкале BBCH (из: Куликович С.Р., Куликович Е.Н., 2014)
Table 5. Stages of grain development according to BBCH scale (from: Kulikovich S.R., Kulikovich E.N., 2014)

0: Прорастание BBCH 00–09	00	Сухие семена	
	01	Начало набухания семян	
	03	Набухание семян завершено	
	05	Появление из зерна зародышевого корешка	
	06	Корень удлинённый, видны корневые волоски и/или боковые корни	
	07	Колеоптиль появился из зерновки	
	09	Всходы: колеоптиль появляется на поверхности почвы, на конце колеоптиля показывается лист	
1: Рост проростков BBCH 10–19	10	Первый лист пробивается через колеоптиль, а затем разворачивается	Кущение может начаться раньше, чем на стадии 13, в этом случае продолжить со стадии 21
	11	Первый лист развернулся	
	12	Стадия двух листьев. Второй лист разворачивается	
	13	Стадия трех листьев	
	14–18	Развернуто 4–8 листьев	
	19	Развернуто 9 и более настоящих листьев	
2: Кущение BBCH 20–29	20	Развернуто 9 и более настоящих листьев	Если удлинение стебля начинается до окончания кущения, переходить к стадии 30
	21	Начало кущения: наличие главного побега и одного побега кущения	
	22	Наличие главного побега и двух побегов кущения	
	23	Главный побег и три побега кущения	
	24–28	Главный побег и четыре и более побегов кущения	
3: Удлинение стебля BBCH 30–39	29	Конец кущения: главный побег, а также 9 и более побегов кущения. Максимум нет	
	30	Начало удлинения стебля: главный побег и побеги кущения, распрямившись, начинают удлиняться. Расстояние от колоса до узла кущения должно быть не более 1 см	
	31	Стадия 1-го узла: узел залегает близко к поверхности почвы, первый узел как минимум на 1 см выше узла кущения	
	32	2-й узел как минимум на 2 см выше 1-го узла.	
	33	3-й узел как минимум на 2 см выше 2-го узла	
	34–36	Можно обнаружить четвертый-шестой узел	
	37	Появление неразвернутого флагового листа	
4: Трубкавание BBCH 40–49	39	Стадия флагового листа: флаговый лист полностью развернут, лигула флагового листа становится заметной	
	40	-----	
	41	Ранняя стадия трубкавания: удлиняется влагалище флагового листа	
	43	Средняя стадия трубкавания: колос внутри стебля сдвинут вверх, влагалище флагового листа чуть заметно вздуто	
	45	Поздняя стадия трубкавания: вздутие влагалища флагового листа	
	47	Открытие влагалища флагового листа	
5: Колошение BBCH 50–59	49	Видны ости колоса или остевидные отростки	
	50	-----	
	51	Первый колосок колоса едва заметен над влагалищем флагового листа или выступает сбоку из листового влагалища	
	53	Появилась 1/4 часть колоса	
	55	Середина колошения: появилась 1/2 часть колоса	
6: Цветение BBCH 60–69	57	Появилось 3/4 части колоса	
	59	Конец колошения: колос появился полностью	
	60	-----	
	61	Начало цветения: видны первые пыльники	
7: Созревание зерна (71–99), стадия молочной спелости BBCH 70–79	65	Середина цветения: 50 % зрелых пыльников	
	69	Конец цветения: все колоски полностью отцвели	
	70	-----	
	71	Первые зерна достигли половины окончательного размера. Характерный признак данной микростадии – при раздавливании зерновки выделяется жидкость прозрачного цвета	
	73	Ранняя молочная спелость – выделяется жидкость молочного цвета, благодаря чему данная стадия и получила свое название	
8: Стадия восковой спелости BBCH 80–89	75	Средняя молочная спелость. Содержание зерновок молочное, однако при раздавливании зерновки выделяется более густая, чем раньше, жидкость молочного цвета. Зерна еще зеленые	
	77	Поздняя молочная спелость. К окончанию стадии молочной спелости меняются цвет зерновки, ее консистенция и размер. Эндосперм напоминает тесто. Тестообразное зерно. К этому моменту зерно достигает окончательного размера. Кроме того, ощущаются изменения консистенции при растирании зерновки пальцами	
	83	Ранняя восковая спелость. Зерно в это время по твердости похоже на воск, отсюда название спелости. Зерно имеет желтый цвет, мягкое, оставляет след на поверхности от надавливания ногтем	
	85	Мягкая восковая спелость. Содержимое зерновок еще мягкое, но сухое, режется ногтем. Вмятина от ногтя выпрямляется	
9: Стадия созревания BBCH 91–99	87	Твердая восковая спелость, эндосперм затвердевает. Вмятина от ногтя не выпрямляется. Оболочки зерновки плотные с типичной окраской	
	89	Ранняя полная спелость. Зерно твердое, с трудом можно разломить ногтем	
	92	Поздняя полная спелость, на зерне больше не остается отпечатков ногтя. Зерновка твердая (не режется ногтем)	
	93	Зерна осыпаются	
	97	Растение полностью погибает, стебли ломаются	
	99	Стадия сбора урожая	

Таблица 6. Шкала начальных этапов развития колоса и морфогенеза пестика у пшеницы (из: Waddington et al., 1983, P. 125)
Table 6. Scale of spike initial and pistil morphogenesis for wheat (from: Waddington et al., 1983, P. 125)

Шкала	Описание
1.5	Переходный апекс
2	Стадия раннего двойного гребня
2.5	Стадия двойного гребня
3	Видны примордии колосковых чешуй
3.25	Видны примордии леммы (нижняя цветковая чешуя)
3.5	Видны примордии цветка
4.	Видны примордии тычинки
4.25	Видны примордии пестика
4.5	Видны примордии плодолистика
5	Плодолистик окружает с трех сторон семязпочку
5.5	Канал столбика закрывается; полость завязи закрыта со всех сторон, но остается открытой сверху
6	Канал столбика остается в виде узкого отверстия; присутствуют два коротких круглых примордия столбика
6.5	Столбики начинают удлиняться
7	Разветвления рыльца начинают дифференцироваться как набухшие клетки на верхушке столбиков
7.5	Одноклеточные волоски начинают дифференцироваться на стенке завязи; разветвления рыльца удлиняются
8	Разветвления рыльца и волоски на стенке завязи удлиняются
8.5	Разветвления рыльца и волоски на стенке завязи продолжают удлиняться
9	Столбики и разветвления рыльца прямостоячие; дифференцируются волоски рыльца
9.5	Столбики и разветвления рыльца отклоняются наружу. Волоски рыльца хорошо развиты
10	Столбики отклонены наружу, разветвления рыльца широко расставлены; пыльцевые зерна попадают на рыльце

главном побеге от четырех до восьми листьев (в зависимости от даты посева и сорта).

Стадия двойного гребня пшеницы. На стадии двойного гребня видны примордии колоска и листа. Как правило, под каждым гребнем примордия колоска находится один гребень примордия листа, который менее заметен. Почти половина колосковых примордиев иницирована (рис. 16).

Стадия примордий колосковых чешуй пшеницы. Примордии колосковых чешуй можно обнаружить под колосковыми примордиями. Примордии колосковых чешуй у пшеницы на этой стадии крупнее и лучше видны, чем у ячменя (см. рис. 16).

Стадия примордий леммы (нижняя цветковая чешуя) пшеницы. На этой стадии примордии леммы первого и второго цветков в нижней части одного колоска можно обнаружить между примордиями колосковых чешуй и флоральной меристемой. Сначала зарождаются примордии леммы, затем пазушные меристемы дифференцируются для формирования других цветочных структур. Между тем развитие колосков происходит в меристематическом куполе верхушки побега, продолжается иницирование новых примордий колосков.

Стадия примордий цветка пшеницы. На этой стадии хорошо видна многоцветковая природа колоска. Меристема цветка растет в пазухе каждой леммы. Меристема колоска иницирует больше цветков. Внутри каждого колоска видно чередующееся расположение цветков и выделяется плавно закругленный меристематический купол цветка (см. рис. 16).

Стадия терминального колоска пшеницы. На этой стадии зародышевый колос почти полностью сформирован;

больше колоски не образуются. Последние несколько примордий, иницированных куполом верхушки апекса, не развиваются в колоски, а становятся примордиями колосковых чешуй и цветками терминального колоска (см. рис. 16).

Стадия белого пыльника пшеницы. В меристематическом куполе каждого колоска заложено более восьми примордиев цветка. Колосковые чешуи частично закрывают цветок, тычинки и другие структуры не видны, так как первый и второй цветки в нижней части колоска полностью закрыты леммами. На леммах второго и третьего цветков в нижней части колоска видны небольшие ости. Пыльники можно проверить, удалив колосковые чешуи и леммы цветка.

Стадия зеленого пыльника пшеницы. Наиболее очевидным признаком на этой стадии является то, что, колосковые чешуи покрывают весь колосок, за исключением верхушки побега. В основании цветка выделяются две лодукулы (цветковые пленки). Крылья палеи (верхняя цветковая чешуя) складываются и частично закрывают три тычинки.

Стадия желтого пыльника пшеницы. Колосковые чешуи полностью сформированы, видны леммы первых трех цветков. Лемма первого цветка имеет короткую ость; ости второго и третьего цветков у основания колоска длиннее. Первый, второй и третий цветки у основания колоска хорошо развиты. Пыльники ярко-зеленовато-желтые. Четвертый цветок у основания колоска имеет крупные пыльники и хорошо развитый пестик.

Цветение пшеницы. Желтые пыльники выходят из первого и второго цветков у основания колоска. Во время цветения нередуцированные цветки становятся фертильными. Завязи первых цветков быстро развиваются от стадии колосования до цветения. Происходит отмирание менее сфор-

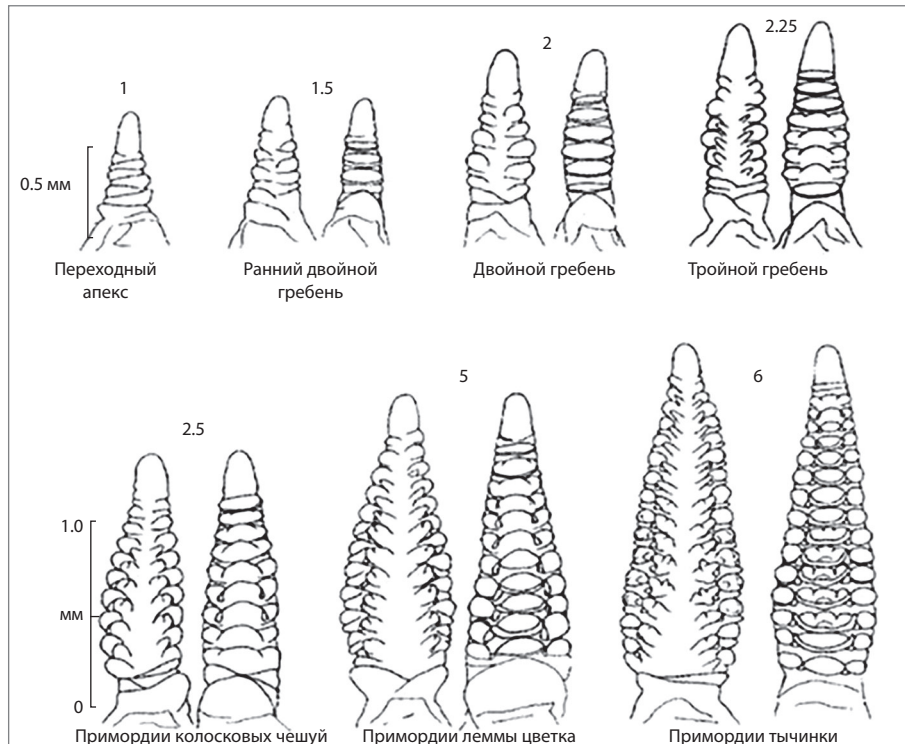


Рис. 13. Шкала развития ячменя. Морфогенез начальных этапов развития колоса (из: Waddington et al., 1983. P. 120)
 Здесь и далее на рис. 14, 15 цифры (0–10) над рисунками обозначают значения по шкале Waddington
Fig. 13. Scale of development for barley. Morphogenesis of the spike initial (from: Waddington et al., 1983. P. 120)
 Numbers above the drawings indicate values on the scale (0–10)

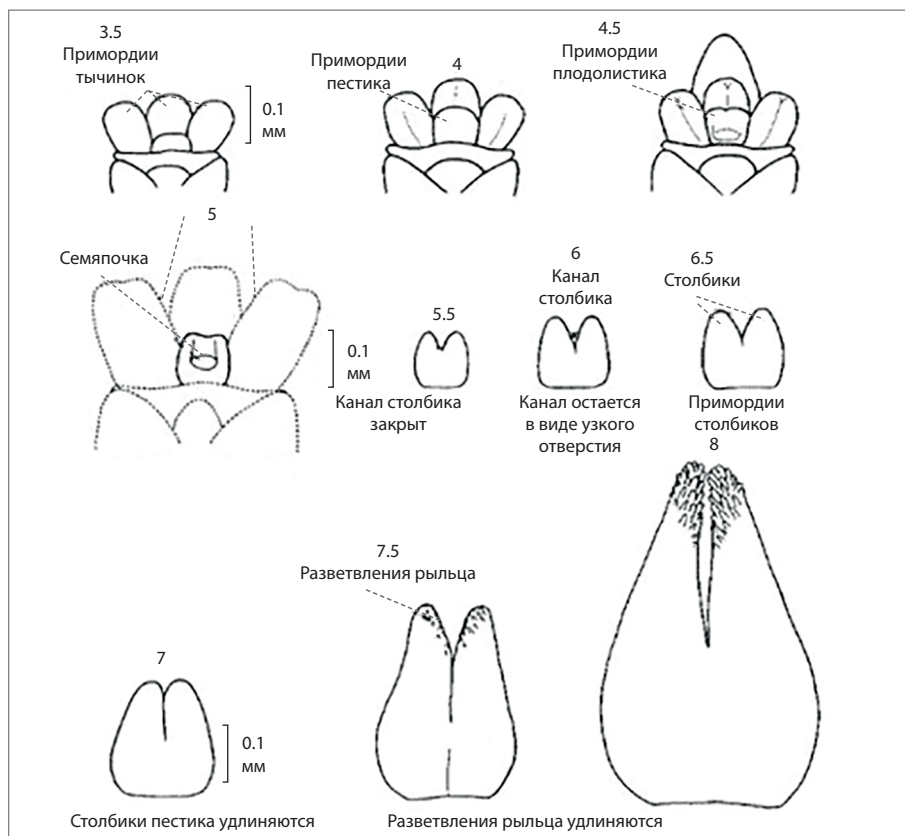


Рис. 14. Шкала развития ячменя. Ранние стадии морфогенеза пестика (из: Waddington et al., 1983. P. 121)
Fig. 14. Scale of development for barley. Early stages in the morphogenesis of the pistil (from: Waddington et al., 1983. P. 121)

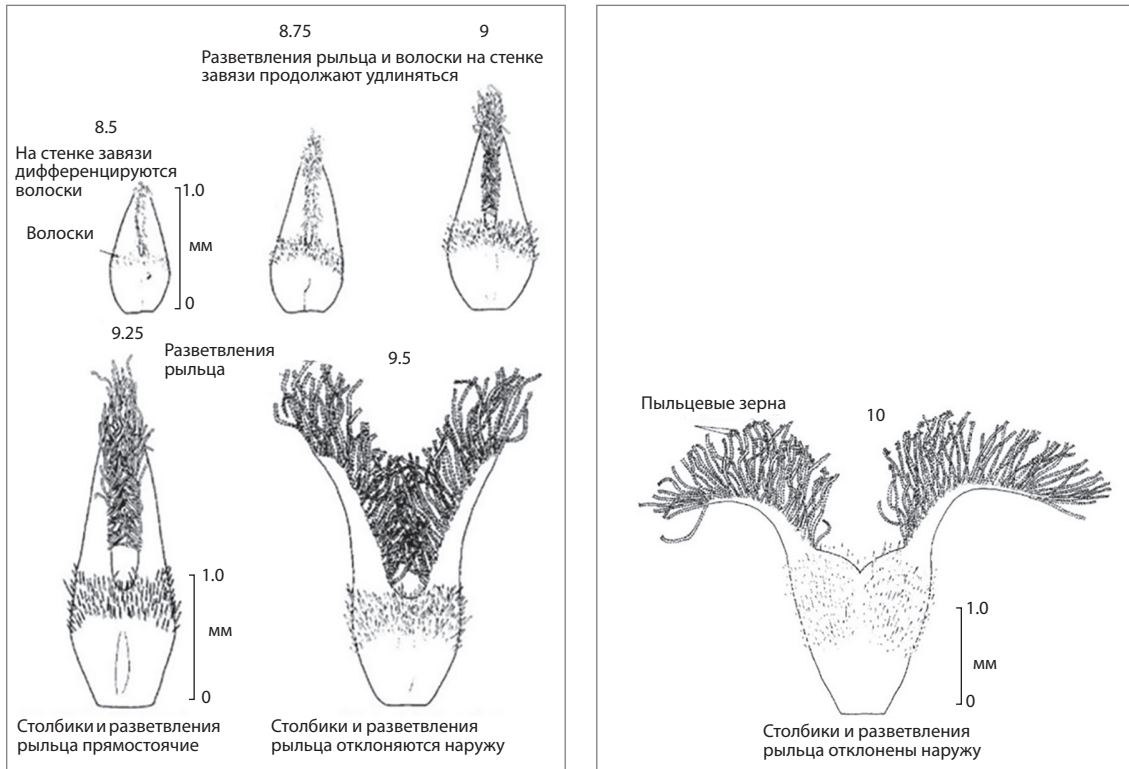


Рис. 15. Шкала развития ячменя. Поздние стадии морфогенеза пестика (из: Waddington et al., 1983. P. 122)

Fig. 15. Scale of development for barley. Later stages in the morphogenesis of the pistil (from: Waddington et al., 1983. P. 122)

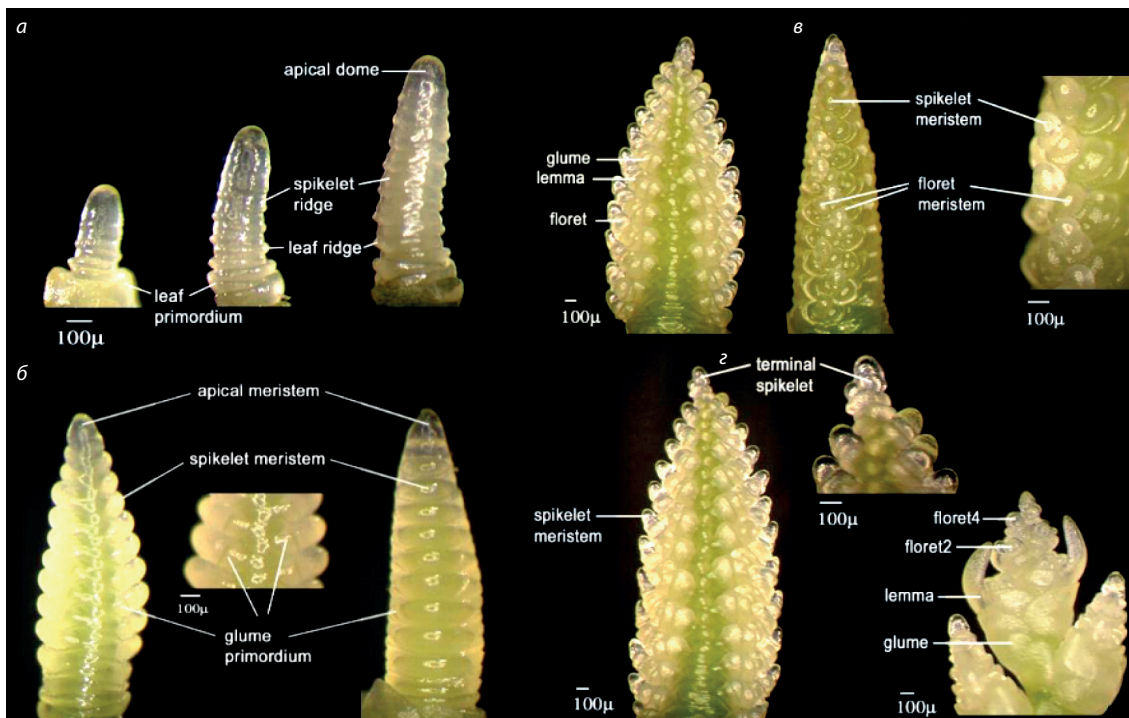


Рис. 16. Фотографии конуса нарастания растения пшеницы: а – стадия 3 (двойной гребень); б – стадия 5 (примордии колосковых чешуй); в – стадия 7 (примордии цветка); г – стадия 10 (терминальный колосок) (из: Wheat apex development: Images from under the microscope [сайт], 2014)

Обозначения: apical dome – купол апекса, apical meristem – апикальная меристема, floret – цветок, floret meristem – меристема цветка, glume – колосковые чешуи, glume primordium – примордий колосковых чешуй, leaf primordium – примордий листа, leaf ridge – листового валика или гребня, lemma – нижняя цветковая чешуя, spikelet ridge – колосковый бугорок или гребень, spikelet meristem – меристема колоска, terminal spikelet – терминальный колосок

Fig. 16. Pictures under magnification of the apex of a wheat plant: a, stage 3 – double ridge; b, stage 5 – glume primordium; c, stage 7 – floret primordium; d, stage 10 – terminal spikelet (from: Wheat apex development: Images from under the microscope [website], 2014)

Таблица 7. Описание развития колоса пшеницы (из: Vahamidis et al., 2014. P. 224)**Table 7.** The description of wheat spike development (from: Vahamidis et al., 2014. P. 224)

Стадия	Описание
1	Переходный апекс
2	Ранняя стадия двойного гребня. Начало удлинения верхушки апекса
3	Стадия двойного гребня. Одиночные гребни почти полностью заменены на двойные гребни
4	Стадия позднего двойного гребня. Увеличение примордиев колоска
5	Виден примордий колосковой чешуи
6	Виден примордий леммы (нижней цветковой чешуи)
7	Виден примордий цветка
8	Стадия терминального колоска. На вершине апекса завершено формирование примордиев колоска. Виден первый примордий цветка терминального колоска
9	Поздний терминальный колосок (3 цветка в колоске и инициация четвертого цветка). Удлинение первой ости колоска базального цветка. Виден примордий тычинки
10	Удлинение второй ости (4 цветка в колоске и возможная инициация пятого цветка). Удлинение примордия третьей тычинки
11	Две ости колоска достигают апикальной меристемы колоска (4 цветка в колоске и инициация пятого цветка)
12	Две ости колоска вдвое длиннее самого колоска (5 цветков в колоске и возможная инициация шестого цветка). Формирование пыльцевых мешков
13	Удлинение третьей ости колоска, базальные цветки полностью покрыты леммой (5 цветков в колоске и инициация шестого цветка)
14	Третья ость колоска достигает апикальной меристемы колоска (6 цветков в колоске и возможная инициация седьмого цветка). Пестик окружает семяпочку с трех сторон
15	Два базальных цветка полностью покрыты леммами (6 цветков в колоске и инициация седьмого цветка). В базальном цветке закрыт канал столбика
16	Инициация и удлинение волосков на члениках колосового стержня непосредственно под колосками (7 цветков в колоске и возможная инициация восьмого цветка). Три базальных цветка полностью покрыты леммами. В базальном цветке начинают удлиняться столбики
17	Дальнейшее удлинение волосков на члениках колосового стержня (7 цветков в колоске и инициация восьмого цветка). Разветвления рыльца дифференцируются в базальном цветке
18	Видна апикальная меристема колоска, или стадия белых пыльников
19	Ранняя стадия зеленых пыльников. Апикальная меристема колоска окружена леммами цветков, которые сформировались первыми
20	Стадия зеленых пыльников. Два или более цветков в колоске с зелеными пыльниками. Разветвления рыльца и волоски завязи удлиняются в базальном цветке

мированных зачатков цветков. Цвет пыльника становится полностью желтым, рыльце хорошо развито.

Исследовательская группа во главе с P. Vahamidis (2014) предложила еще одну шкалу, охватывающую все стадии развития апекса пшеницы – от зарождения до появления колоса (табл. 7, рис. 17). Классификация включает 20 отдельных стадий: первая стадия – переходный апекс, последняя – стадия перед колошением; этапы разделены одинаковыми по размеру периодами для получения непрерывной шкалы. Данная шкала позволяет описать весь процесс развития апекса пшеницы, обнаружить без микроскопа такие признаки, как развитие остей, леммы и колосковых чешуй, а также включает комбинацию более стабильных признаков, как например развитие пестика и тычинок, последовательное формирование цветков для точной оценки развития колоса, что делает ее удобной и точной в использовании.

Соотнесение развития апекса со стадиями роста растений не всегда точно, так как апикальная меристема имеет различную чувствительность к факторам, контролирующим развитие (Acevedo et al., 2002). Поэтому для обеспечения точности необходимо проводить оба измерения.

На основании анализа представленных стадий роста можно выделить несколько ключевых этапов органогенеза зачаточного колоса побега пшеницы. Прежде всего развитие апекса можно разделить на вегетативный и генеративный периоды, вегетативный период отделен от генеративного переходной или промежуточной фазами (Ростовцева, 1976; Waddington et al., 1983; Kirby, Appleyard, 1987; Vahamidis et al., 2014). В качестве признака, указывающего на переход апекса побега в генеративное состояние, отмечают его существенное удлинение (Биология..., 1982; Waddington et al., 1983; Куперман, 1984; Vahamidis et al., 2014). Одновременно с удлинением конуса происходит сегментация оси на будущие членики стержня колоса. Конус нарастания побега в вегетативный период не обнаруживает признаков вытягивания и тем более сегментации. По шкале Zadoks трудно определить эту стадию – примерно она начинается с появления первых двух-трех листьев (рис. 18).

Первая ключевая стадия, которую можно увидеть при изучении апекса – двойной гребень. Считается, что двойной гребень представляет собой этап, на котором начинается генеративное развитие растения. Колосковая ось считает-

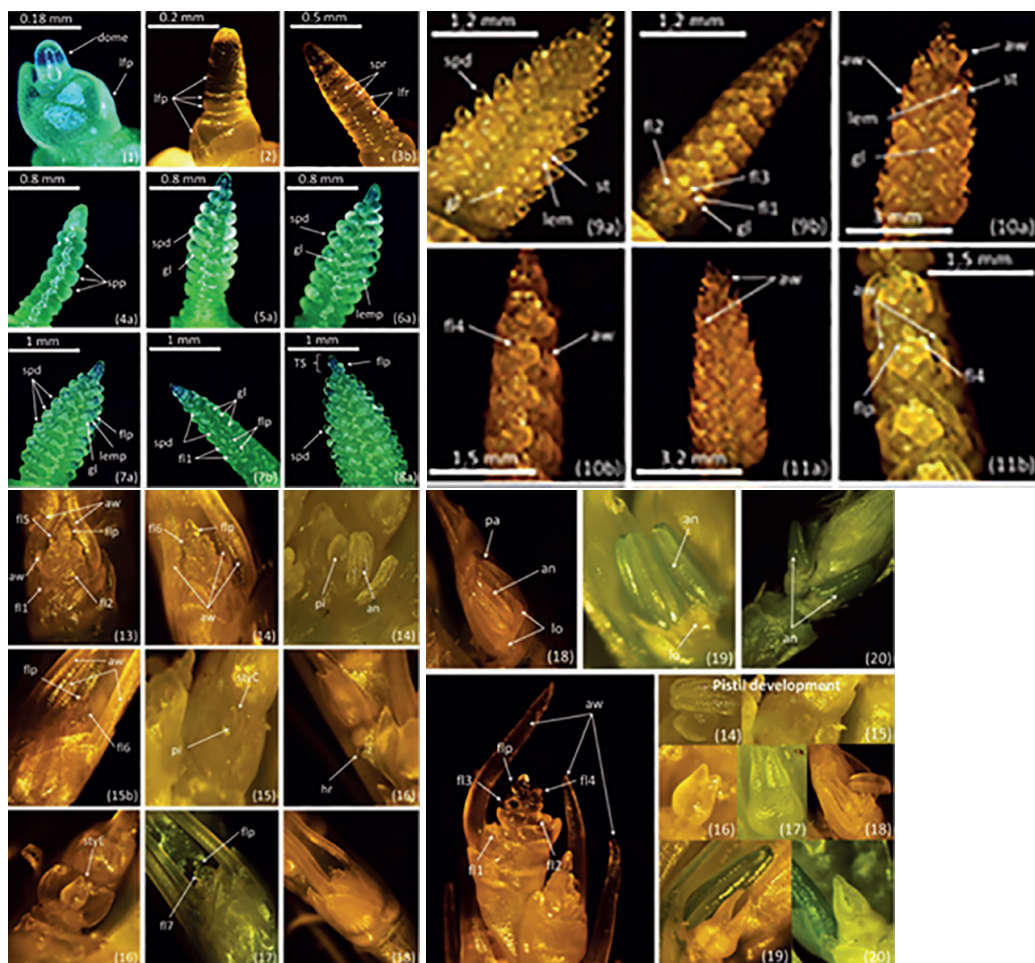


Рис. 17. Изображения развития апекса пшеницы

Цифры в скобках обозначают стадии, буквы – лицевую (a) и боковую (b) стороны колоса. an – пыльники, aw – ости, fl – цветки, flp – примордий цветка, gl – примордий колосковых чешуй, hr – волоски, lem – нижняя цветковая чешуя или лемма, lemp – примордий леммы, lfr – листовый валик или гребень, lfp – примордий листа, lo – лодикеры, pa – верхняя цветковая чешуя, или палеа, pi – пестик, spd – меристематический купол колоска, spp – примордий колоска, spr – колосковый гребень, st – тычинки, styC – канал столбика закрыт, styE – столбики пестика начинают удлиняться (из: Vahamidis et al., 2014. P. 223)

Fig. 17. Illustration of the proposed scale of wheat apex development. The numbers in the parentheses refer to the proposed stages. (a) Face view of spike, (b) side view of spike. An – anthers, aw – awns, fl – florets, flp – floret primordium, gl – glume primordium, hr – hairs, lem – lemma, lemp – lemma primordium, lfr – leaf ridge, lfp – leaf primordium, lo – lodicules, pa – palea, pi – pistil, spd – spikelet meristematic dome, spp – spikelet primordium, spr – spikelet ridge, st – stamens, styC – stylar canal closing, styE – styles begin elongating (from: Vahamidis et al., 2014. P. 223)

ся заложеной, если она имеет вид выпуклости (бугорка), окаймленной в основании узким валиком. В англоязычной литературе такую структуру называют двойным кольцом или двойным гребнем (double ridges) (Tottman, 1987; Waddington et al., 1983; Vahamidis et al., 2014). Начиная со стадии двойного гребня развитие новых листовых примордиев зачастую прекращается. Стадию двойного гребня трудно соотнести со стадией роста по шкале Zadoks, но можно сказать, что она происходит во время основных стадий Z14 и Z23 – это периоды раннего роста листьев и до кущения (которые происходят одновременно) (см. рис. 18). По мере развития верхушки примордий колоска, наблюдаемые на стадии двойного гребня, продолжают развиваться в примордии цветков, которые в свою очередь формируют примордии леммы, палеи и того, что станет другими компонентами колоса. Именно на этой стадии растение приступает к

генеративному развитию, причем удлинение стебля у большинства растений начинается примерно в тот момент, когда леммы становятся видимыми (Rawson, Macpherson, 2000).

Следующая стадия – появление терминального колоска. Завершения заложения зачатков колосков фиксируется, когда начинается формирование зачатка терминального колоска (Waddington et al., 1983; Kirby, Appleyard, 1987; Vahamidis et al., 2014). Терминальный колосок можно легко идентифицировать, так как он растет на вершине колоса и под прямым углом к предшествующим колоскам. Терминальный колосок можно более точно соотнести со стадией роста растения, чем двойной гребень, так как его появление сигнализирует о завершении вегетативной фазы. Конец вегетативной фазы отмечается окончанием кущения растений и началом быстрого удлинения стебля, что примерно коррелирует со стадиями роста по Zadoks Z 31–32 (Rawson,

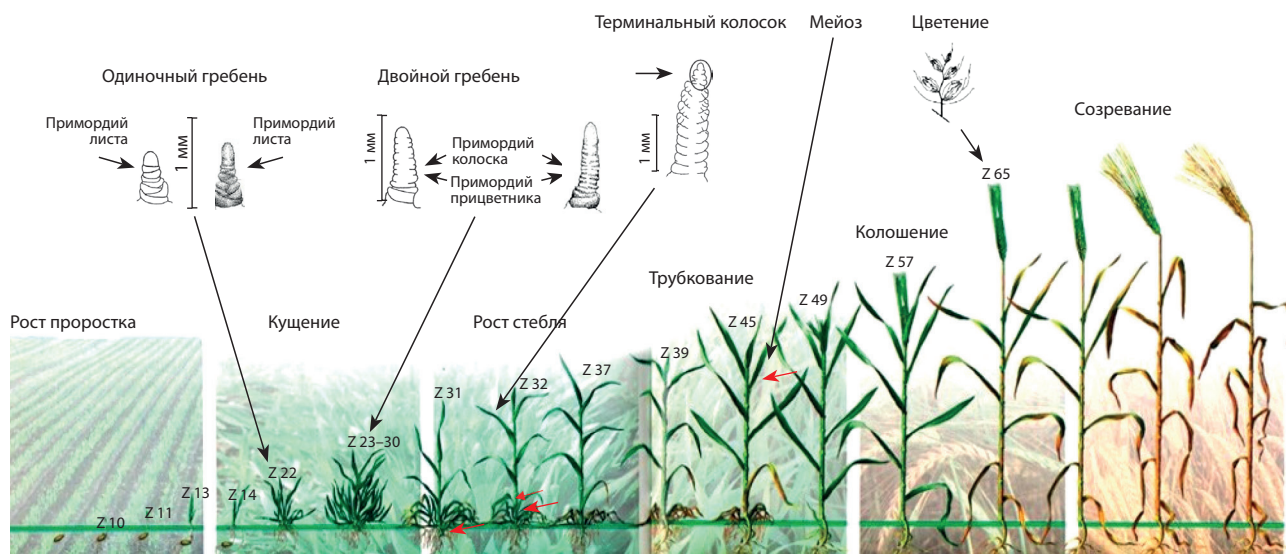


Рис. 18. Соответствие шкалы стадий роста Zadoks с приблизительными сроками наступления определенных стадий роста верхушки апекса (из: Rawson, Macpherson, 2000. P. 8)

Fig. 18. The Zadoks growth stage scale correlated with the approximate timing of certain shoot apex growth stages (from: Rawson, Macpherson, 2000. P. 8)

Macpherson, 2000) (рис. 18). Далее начинается фаза, которую авторы называют по-разному: стеблевание (Куперман, 1955), удлинение стебля (Zadoks, 1985; Tottman, 1987; международная система BVCH), рост стебля (Feekes, 1941), ее можно идентифицировать по внешним признакам.

Таким образом, существующие шкалы условно можно разделить на те, которые описывают весь процесс развития апекса (от переходной стадии до появления колоса или цветения) (Kirby, Appleyard, 1987; Vahamidis et al., 2014) и на те, которые описывают только часть процесса развития (Waddington et al., 1983). Хотя существуют подробные описания фенологических фаз и стадий развития апекса, точную связь между ними установить трудно. Критическими стадиями развития апекса для пшеницы следует считать двойной гребень и терминальный колосок, но точно определить эти стадии по внешнему виду растений невозможно.

Этапы органогенеза по Ф.М. Куперман и совпадение со шкалами развития. Влияние этапов органогенеза на элементы продуктивности растений

Для увеличения урожайности злаковых культур помимо агротехнических мероприятий и внедрения новых методов селекции не менее актуален морфофизиологический анализ формирования элементов продуктивности растений. Основы морфофизиологического анализа зерновых культур изучены и обоснованы Ф.М. Куперман (1952, 1956, 1984) и коллегами (Мурашёв, 2005). Этот метод основан на непрерывном наблюдении за дифференциацией верхушечных меристем побегов в полевых и контролируемых условиях. Авторы, опираясь на исследования физиологов, которые показали, что любой орган растения формируется этапами, ввели понятие этапа органогенеза. Анализ скорости прохождения этапов органогенеза и фенологических фаз во время роста растений позволяет целенаправленно приме-

нять агротехнические методы и влиять на важные элементы продуктивности колоса: число продуктивных побегов, озаренность колоса и массу 1000 зерен. Анализ соответствия фаз развития этапам органогенеза до сих пор широко используют в селекционной работе для оценки выживаемости озимых культур и формирования элементов продуктивности озимой пшеницы (Ананьев, Мурашёв, 1986; Куперман и др., 1974; Мурашёв, 2005).

В развитии пшеницы Ф.М. Куперман (1952, 1956) выделила 12 этапов органогенеза.

I этап – формирование предзародыша; набухание и наклевание семени; рост зародышевого корешка в длину; образование недифференцированного конуса нарастания. Завершается I этап в фазу прорастания семян и появления всходов (Биология..., 1982; Ананьева, Мурашёв, 1986; Мурашёв, 2005).

II этап – дифференциация основания конуса нарастания на зачаточные узлы, междоузлия стебля и зачатки стеблевых листьев. Начинается процесс кущения (Биология..., 1982; Ананьева, Мурашёв, 1986; Мурашёв, 2005).

III этап – процесс дифференциации главной оси зачаточного колоса и образование сегментов (зачаточных члеников) колоса. На этом этапе конус нарастания побега все еще находится близко к уровню земли, и не представляется возможным визуально точно определить начало генеративного развития. Увидеть этот этап можно только под микроскопом. В переходный период зачаток будущего колосоносного междоузлия и первые зачатки члеников колоса закладываются в виде нескольких валикообразных структур, а зачаточный колос удлиняется от 0.1 до 0.3 мм. В их пазухе лишь позднее появятся колосковые бугорки. Последующие же зачатки члеников стержня колоса и колосковые бугорки закладываются одновременно как единые своеобразные двойные структуры или двойные гребни. У них

Таблица 8. Формирование элементов продуктивности озимой пшеницы на разных фазах развития и этапах органогенеза по Ф.М. Куперман и О.Г. Семенову (из: Биология..., 1982. С. 121)**Table 8.** Formation of winter wheat productivity elements at different phases of development and stages of organogenesis by F.M. Kuperman and O.G. Semenov (from: Biology..., 1982. P. 121)

Фаза развития	Код ВВСН	Этап органогенеза по Ф.М. Куперман	Элементы продуктивности
Прорастание	00–10		
Сухое семя	00		Полевая всхожесть, густота стояния растений
Появление зачаточного корешка	05		
Появление coleoptilya	07		
Всходы	10–19		
Выход coleoptilya на поверхность почвы	10	I этап Дифференциация и рост зародышевых органов	Полевая всхожесть, развитие корневой системы, одновременность всходов и создание исходных условий для дружного, равномерного роста растений
Фаза первого листа	11		
Фаза второго листа	12		
Фаза третьего листа	13		
Появление четвертого листа, формирование узла кущения, осеннее кущение	14	II этап Дифференциация основания конуса нарастания (образование зачаточных узлов, междоузлий и стеблевых листьев)	Высота растения, число листьев, коэффициент кущения, зимостойкость
Начало кущения: наличие главного побега			
Полное кущение, развито до 6 побегов.	25	III этап	Число члеников колосового стержня, длина колоса
Весеннее кущение			
Конец кущения, развито максимальное количество стеблей, листовые влагалища удлиняются	29	IV этап	Число колосков в колосе, формирование большого количества синхронно развитых стеблей – продуктивное кущение. После IV этапа увеличить длину колоса и количество колосков в нем почти невозможно
Выход в трубку	30–49		
Начало выхода в трубку	30	V этап	Число цветков в колосках может увеличиться с 3 до 4–5
Появление первого узла			
	31	VI этап	Фертильность цветков (способность к опылению)
Появление второго узла, начало стеблевания	32		
Выход в трубку (1–6 узлов). Начало стеблевания	33–36	VII этап	Фертильность цветков, плотность колоса
Появление флагового листа	37		
Появление язычка у флагового листа	39	VIII этап	Фертильность цветков
Набухание листового влагалища	45		
Влагалище лопается и появляется колос	47–49	IX этап	Озаренность колоса, прекращение роста стебля. Растение переходит от вегетативного к репродуктивному развитию
Колошение	51–59	X этап	Размер зерновки (длина типичная для сорта, на следующих этапах уже не увеличивается)
Начало колошения	51		
Выколосилась 1/2 колоса	55	XI этап	Масса 1000 зерен. Натура зерна
Колошение завершено	59		
Цветение	61–69	XII этап	Масса зерновки
Начало цветения	61		
Полное цветение	65	XIII этап	Масса зерновки. Всхожесть семян
Конец цветения	69		
Формирование зерна. Содержимое зерновки водянистое	70	XIV этап	
Налив зерна, молочная спелость	71–77		
Ранняя молочная спелость	73	XV этап	
Средняя молочная спелость	75		
Поздняя молочная спелость	77	XVI этап	
Восковая спелость	83–90		
Ранняя восковая спелость	83	XVII этап	
Мягкая восковая спелость	83		
Твердая восковая спелость	87	XVIII этап	
Полная спелость	91–99		
Зерновка твердая, растение отмирает, полностью усыхает	91	XIX этап	
Зерно твердое, не разделяется ногтем	92		
Период покоя зерновки	95	XX этап	
Жизнеспособные зерновки способны прорасти на 50 %	96		
Выход зерновки из периода покоя	97	XXI этап	
Появление второго периода покоя	98		
Потеря второго периода покоя	99	XXII этап	

выпуклость колоскового бугорка окаймлена в основании узким валиком. Заложение двойного гребня характеризует начало работы конуса нарастания по заложению колосковых бугорков в репродуктивном периоде по мере того, как развивающийся колос удлиняется до 0.8–1.0 мм. Фенологи определяют переход к III этапу как первую фазу выхода в трубку. Начиная с этого этапа растение пшеницы ориентируется на длину дня (Биология..., 1982; Ананьева, Мурашёв, 1986; Мурашёв, 2005).

IV этап – продолжение дифференцировки элементов соцветия, закладка колосковых чешуй. Прекращается дифференцировка листьев на главной оси побега. III и IV этапы органогенеза большинство растений проходят еще в фазу кущения или чаще в начале выхода в трубку. На этом этапе уже определяется возможная величина колоса (Биология..., 1982; Ананьева, Мурашёв, 1986; Мурашёв, 2005).

V этап – образование и дифференциация цветков. На этом этапе окончательно определяется число цветковых бугорков в соцветии (Биология..., 1982; Ананьева, Мурашёв, 1986; Мурашёв, 2005).

VI этап – формирование пыльников и завязи пестика; происходят процессы микро- и мегаспорогенеза. Усиленно растут средние междоузлия, растения находятся в фазе стеблевания (Биология..., 1982; Ананьева, Мурашёв, 1986; Мурашёв, 2005).

VII этап – развитие мужского и женского гаметофита. Начинается интенсивный рост члеников соцветия и покровных органов цветка (Биология..., 1982; Ананьева, Мурашёв, 1986; Мурашёв, 2005).

VIII этап – завершение образования цветка; образование гамет. На этом этапе происходит выколашивание пшеницы (Биология..., 1982; Ананьева, Мурашёв, 1986; Мурашёв, 2005).

IX этап – цветение, образование зиготы в результате двойного оплодотворения. Рост междоузлий стебля прекращается, начинается репродуктивный период (Биология..., 1982; Ананьева, Мурашёв, 1986; Мурашёв, 2005).

X этап – рост и формирование зерновки (Биология..., 1982; Ананьева, Мурашёв, 1986; Мурашёв, 2005).

XI этап – накопление питательных веществ в семена; фазы молочного и тестообразного состояния. Определяется степень выполненности зерновки (Биология..., 1982; Ананьева, Мурашёв, 1986; Мурашёв, 2005).

XII этап – накопленные в семенах питательные вещества превращаются в запасные; рост зерновки прекращается. Наступает восковая и полная спелость (Биология..., 1982; Ананьева, Мурашёв, 1986; Мурашёв, 2005).

Результаты сопоставления последовательности фенологических фаз с этапами органогенеза озимой пшеницы с указанием влияния каждого этапа на элементы продуктивности растений опубликованы в коллективной работе по исследованию пшениц Алтайского края (Куперман и др., 1974) и приведены в таблице 8.

На основе морфофизиологического анализа показано, что каждый из элементов продуктивности определяется на соответствующем этапе органогенеза. Всего выделяют четыре периода (Биология..., 1982).

В первый период (I–II этапы органогенеза) прорастают семена, появляются всходы; определяется число побегов ку-

щения, количество узловых корней и величина конуса нарастания. У озимой пшеницы II этап длится в течение всей осени и зимы, поэтому число продуктивных побегов обусловлено их выживаемостью в период зимовки (см. табл. 8).

Во второй период (III–IV этапы органогенеза) формируются колоски в колосе. Кроме того, продолжительность III и IV этапов определяется внешними условиями – наиболее важные из них длина дня и температура (Стельмах, Мартынюк, 1998; Hyles et al., 2000; Kronenberg et al., 2021). Дефицит влажности почвы или воздушная засуха приводит к редукции уже заложившихся колосков, а высокие температуры ускоряют прохождение III и последующих этапов (см. табл. 8).

В третий период (V–IX этапы органогенеза) формируются цветки в колосках. У пшеницы в колосках закладывается 6–12 цветков, но большая часть цветков редуцируется, достигнув V–VI этапов. В результате у пшеницы зерновки формируется только 2–5 цветках (см. табл. 8).

В четвертый период (X–XII этапы органогенеза) формируются и наливаются зерновки. Реальную продуктивность пшеницы принято учитывать по числу зерновок колоса у растений, достигших XI–XII этапов (см. табл. 8).

Таким образом, определение этапов органогенеза дает более точные представления о развитии растения, чем определение фенологических фаз. Однако при сопоставлении этапов органогенеза и фенологических фаз возможны существенные затруднения. Так, начало заложения некоторых элементов продуктивности колоса еще можно отнести к определенному этапу органогенеза, но завершение этих процессов остается без привязки к конкретной фенологической фазе. Например, начало заложения зачатков члеников колосового стержня можно ожидать в кущение (III этап органогенеза), начало заложения зачатков колосковых бугорков привязано к началу выхода в трубку (IV этап), а начало заложения зачатков цветков связано с началом стеблевания (V этап). При этом окончание этих стадий остается без привязки к фенологической фазе.

Заключение

Для оценки роста и развития злаковых культур используют анализ последовательности этапов органогенеза или формирования органов (Куперман, 1952, 1956), фенологических фаз развития и роста, отличающихся четко выраженными морфологическими изменениями (Feekes, 1941; Haun, 1973; Zadoks et al., 1974; код ВВСН), и анализ развития конуса нарастания побега до появления колоса (Waddington et al., 1983; Kirby, Appleyard, 1987; Tottman, 1987; Vahamidis et al., 2014), которые характеризуются как внешними морфологическими признаками, так и сложными процессами формирования новых органов. Опубликовано много хорошо проиллюстрированных исследований, посвященных развитию апекса злаков. Однако оценка развития апекса требует опыта и навыков и отнимает больше времени, поэтому проще использовать фенологические шкалы для прогнозирования стадий роста и развития злаков. В России принято описывать рост и развитие пшеницы по системе Ф.М. Куперман. Использование шкал Фикеса, Задокса, Хауна и ВВСН в отечественной литературе встречается редко, но в статье U. Meier

и коллег (2009) описано применение кода ВВСН на русском и украинском языках для некоторых видов растений. Успешная адаптация злаковых культур зависит от условий прохождения критических стадий роста. Понимание того, как растения реагируют на стрессы окружающей среды на разных стадиях роста, может помочь в оценке состояния посевов и своевременном выявлении недостатка влаги и питания в течение вегетационного периода.

Список литературы / References

- Ананьева Л.В., Мурашёв В.В. Влияние агрометеорологических условий на продолжительность III–IV и V этапов органогенеза и формирование элементов продуктивности колоса озимой пшеницы. *Биологические науки*. 1986;4:82–84.
[Ananyeva L.V., Murashev V.V. Influence of agrometeorological conditions on the duration of III–IV and V stages of organogenesis and formation of productivity elements of winter wheat ear. *Biologicheskie Nauki*. 1986;4:82–84. (in Russian)]
- Биология развития культурных растений. Под ред. Куперман Ф.М. М.: Высшая школа, 1982.
[Biology of development of cultivated plants. Ed. by Kuperman F.M. Moscow: Vysshaya Shkola Publ., 1982. (in Russian)]
- Благовещенский В.А. К вопросу о скрытом росте у злаков. Критические дни в жизни колоса. *Журнал Русского ботанического общества*. 1927;1–2:21–26.
[Blagoveshensky V.A. On the question of hidden growth in cereals. Critical days in the life of the ear. *Journal Russian Botanical Society*. 1927;1–2:21–26. (in Russian)]
- Вильдфлуш И.Р. Эффективность применения микроудобрений и регуляторов роста при возделывании сельскохозяйственных культур. Минск: Белорусская наука, 2011.
[Wildflush I.R. Effectiveness of microfertilizers and growth regulators in the cultivation of crops. Minsk: Belarusian Science Publ., 2011. (in Russian)]
- Гамзикова О.И. Генетика агрохимических признаков пшеницы. Новосибирск, 1994.
[Gamzikova O.I. Genetics of agrochemical wheat traits. Novosibirsk, 1994. (in Russian)]
- Евтушенко Е.В., Чекуров В.М. Продолжительность фаз онтогенеза и некоторые элементы продуктивности колоса у сортов яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) при разнице в интенсивности освещения и фотопериоде. *Сельскохозяйственная биология*. 2008;43(1):60–64.
[Evtushenko E.V., Chekurov V.M. Duration of ontogenesis phases and some elements of ear productivity in varieties of spring soft wheat (*Triticum aestivum* L.) under differences in light intensity and photoperiod. *Selsk Khozyaystvennaya Biologiya = Agricultural Biology*. 2008;43:60–64. (in Russian)]
- Евтушенко Е.В., Чекуров В.М. Генетическое разнообразие реакции на интенсивность света у сортов мягкой пшеницы. *Генетика*. 2000;36(5):666–672.
[Evtushenko E.V., Chekurov V.M. Genetic diversity of responses to light intensity in cultivar of common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Russian Journal of Genetics*. 2000;36(5):540–545]
- Емцева М.В., Ефремова Т.Т., Арбузова В.С. Влияние аллелей *Vrn-B1a* и *Vrn-B1c* на продолжительность фаз развития замещенных и изогенных линий мягкой пшеницы. *Генетика*. 2013;49(5):632–640. DOI 10.7868/S0016675813050056.
[Emtseva M.V., Efremova T.T., Arbuзова V.S. The influence of *Vrn-B1a* and *Vrn-B1c* alleles on the length of developmental phases of substitution and near-isogenic lines of common wheat. *Russian Journal of Genetics*. 2013;49:545–552. DOI 10.1134/S1022795413050050]
- Заблуда Г.В. Индивидуальное развитие и периодизация онтогенеза хлебных злаков. *Сборник научных трудов ВСТИ*. 1974;11:73–79.
[Zabluda G.V. Individual development and periodization of ontogenesis of bread grains. *Sbornik Nauchnykh Trudov VSGI*. 1974;11:73–79. (in Russian)]
- Иванов П.К. Яровая пшеница. М.: ОГИЗ–Сельхозгиз, 1948.
[Ivanov P.K. Spring wheat. Moscow: OGIZ-Selkhozgiz Publ., 1948. (in Russian)]
- Каленская С.М., Присяжнюк О.И., Половинчук А.Ю., Новицкая Н.В. Сравнительная характеристика шкал роста и развития зерновых культур. *Plant Varieties Studying and Protection*. 2018;14(4):406–414. DOI 10.21498/2518-1017.14.4.2018.151906.
[Kalenskaya S.M., Prisyazhnyuk O.I., Polovinchuk A.Y., Novitskaya N.V. Comparative characteristics of the growth and development of grain crop. *Plant Varieties Studying and Protection*. 2018;14(4):406–414. DOI 10.21498/2518-1017.14.4.2018.151906. (in Ukrainian)]
- Куперман Ф.М. Биология развития растений. М.: Высшая школа, 1952.
[Kuperman F.M. Biology of plant development. Moscow: Vysshaya Shkola Publ., 1952. (in Russian)]
- Куперман Ф.М. Этапы органогенеза злаковых культур. М.: МГУ, 1955.
[Kuperman F.M. Stages of organogenesis of cereal crops. Moscow: MSU Publ., 1955. (in Russian)]
- Куперман Ф.М. Биологические основы культуры яровой пшеницы. М.: МГУ, 1956.
[Kuperman F.M. Biological bases of spring wheat culture. Moscow: MSU Publ., 1956. (in Russian)]
- Куперман Ф.М. Морфофизиология растений. Морфофизиологический анализ этапов органогенеза различных жизненных форм покрытосеменных растений. М.: Высшая школа, 1984.
[Kuperman F.M. Morphophysiology of plants. Morphophysiological analysis of the stages of organogenesis of various life forms of the canopy plants. Moscow: Vysshaya Shkola Publ., 1984. (in Russian)]
- Куперман Ф.М., Макарова Г.А., Петрова К.А. Биологические особенности и условия произрастания сельскохозяйственных культур в Алтайском крае. М.: МГУ, 1974.
[Kuperman F.M., Makarova G.A., Petrova K.A. Biological features and growing conditions of agricultural crops in Altai Krai. Moscow: MSU Publ., 1974. (in Russian)]
- Куликович С.Р., Куликович Е.Н. Диагностика стадий развития озимой пшеницы по шкале ВВСН. Минск: Наша Идея, 2014.
[Kulikovich S.R., Kulikovich E.N. Diagnosis of the stages of development of winter wheat using the BBCH scale. Minsk: Nasha Ideya Publ., 2014. (in Russian)]
- Кобыльский В.П., Кратенко М.Н., Васецкая М.Н., Чекмарев В.В. Регуляторы роста защищают зерновые культуры. *Агро XXI*. 2001;1:12–13.
[Kobylsky V.P., Kratenko M.N., Vasitskaya M.N., Chekmarev V.V. Growth regulators protect grain crops. *Agro XXI*. 2001;1:12–13. (in Russian)]
- Киселёва А.А., Салина Е.А. Генетические механизмы формирования времени колошения мягкой пшеницы. *Генетика*. 2018;54(4):381–396. DOI 10.7868/S001667581804001X.
[Kiseleva A.A., Salina E.A. Genetic regulation of common wheat heading time. *Russian Journal of Genetics*. 2018;54(4):375–388. DOI 10.1134/S1022795418030067]
- Мурашёв В.В. Биологический контроль над зерновыми злаками. *Вестник Московского университета. Серия 16. Биология*. 2005;3:3–11.
[Murashov V.V. Biological control of grain crops. *Vestnik Moskovskogo Universiteta. Seriya 16. Biologiya*. 2005;3:3–11 (in Russian)]
- Романова Е.В., Маслов М.И. Регуляторы роста и развития растений с фунгицидными свойствами. *Защита и карантин растений*. 2006;5:26–27.
[Romanova E.V., Maslov M.I. Plant growth and development regulators with fungicidal properties *Zashchita i Karantin Rasteniy = Plant Protection and Quarantine*. 2006;5:26–27. (in Russian)]
- Ростовцева З.П. Цитогистологическая характеристика функциональности верхушечной меристемы в связи с органогенезом. М.: МГУ, 1976.
[Rostovtseva Z.P. Cytological characterization of apical meristem functionality in connection with organogenesis. Moscow: MSU Publ., 1976. (in Russian)]
- Руденко А.И. Определение фаз развития сельскохозяйственных растений. М.: МОИП, 1950.
[Rudenko A.I. Determination of development phases of agricultural plants. Moscow: MOIP Publ., 1950. (in Russian)]
- Сандухадзе Б.И., Марченкова Л.А., Павлова О.В., Мамедов Р.З., Чавдарь Р.Ф., Орлова Т.Г., Бугрова В.В. Устойчивость сортов и линий озимой пшеницы к моделируемому в лабораторных условиях водному стрессу. *Аграрная наука*. 2019;5:57–60. DOI 10.32634/0869-8155-2019-325-5-57-60.

- [Sandukhadze B.I., Marchenkova L.A., Pavlova O.V., Mamedov R.Z., Chavdar R.F., Orlova T.G., Bugrova V.V. Resistance of winter wheat varieties and lines to simulated in vitro water stress. *Agrarian Science*. 2019;5:57-60. (in Russian)]
- Стельмах А.Ф., Мартынюк В.Р. Эффекты доминантных генов *Ppd* по особенностям органогенеза у озимой мягкой пшеницы. *Цитология и генетика*. 1998;32(6):27-34.
- [Stelmakh A.F., Martynuk V.R. Effects of dominant *Ppd* genes on organogenesis in common winter wheat. *Cytology and Genetics*. 1998;32(6):27-34. (in Russian)]
- Файт В.И., Стельмах А.Ф. Наследование периода «всходы-колошение» при скрещивании реагирующих на интенсивность освещения сортов пшеницы. *Цитология и генетика*. 2004;38(2):3-8.
- [Fait V.I., Stelmakh A.F. Inheritance of the period «seedlings-heading» when crossing wheat varieties that respond to the intensity of illumination. *Cytology and Genetics*. 2004;38(2):3-8. (in Russian)]
- Файт В.И., Стельмах А.Ф., Федорова В.Р. Начало включения и продолжительность экспрессии генов фотопериодической реакции у озимой мягкой пшеницы. *Цитология и генетика*. 2006;40(2):12-19.
- [Fait V.I., Stelmakh A.F., Fedorova V.R. Onset of inclusion and duration of expression of genes for photoperiodic response in winter common wheat. *Cytology and Genetics*. 2006;40(2):12-19. (in Russian)]
- Чекуров В.М., Сергеева С.И. Новые регуляторы роста. *Защита и карантин растений*. 2003;3:13-15.
- [Chekurov V.M., Sergeeva S.I. New growth regulators. *Zashchita i Karantin Rasteniy = Plant Protection and Quarantine*. 2003;3:13-15. (in Russian)]
- Чижов Б.А. Особенности роста листьев яровой пшеницы и влияние на них азотного питания. *ДАН СССР*. 1946;52(4):361-364.
- [Chizhov B.A. Peculiarities of growth of spring wheat leaves and influence of nitrogen nutrition on them. *DAN USSR*. 1946;52(4):361-364. (in Russian)]
- Чуманова Е.В., Ефремова Т.Т., Кручинина Ю.В. Влияние различных доминантных аллелей локусов *VRN* и их комбинаций на продолжительность фаз развития и продуктивность у линий мягкой пшеницы. *Генетика*. 2020;56(7):805-818. DOI 10.31857/S0016675820070024.
- [Chumanova E.V., Efremova T.T., Kruchinina Y.V. The effect of different dominant *VRN* alleles and their combinations on the duration of developmental phases and productivity in common wheat lines. *Russian Journal of Genetics*. 2020;56(7):822-834. DOI 10.1134/S1022795420070029]
- Abu-Asab M.S., Peterson P.M., Shetler S.G., Orli S.S. Earlier plant flowering in spring as a response to global warming in the Washington, DC, area. *Biodivers. Conserv.* 2001;10:597-612. DOI 10.1023/A:1016667125469.
- Acevedo E., Silva P., Silva H. Wheat growth and physiology. In: Curtis B.C., Rajaram S., Gymez Macpherson H. (Eds.). *Bread Wheat Improvement and Production*. Rome: FAO, 2002;39-70.
- Amir J., Sinclair T.R. A model of the temperature and solar-radiation effects on spring wheat growth and yield. *Field Crops Res.* 1991;28(1-2):47-58. DOI 10.1016/0378-4290(91)90073-5.
- Angus J.F., Moncur M.W. Water stress and phenology in wheat. *Aust. J. Agric. Res.* 1977;28(2):177-181. DOI 10.1071/AR9770177.
- Appendino M.L., Slafer G.A. Earliness per se and its dependence upon temperature in diploid wheat lines differing in the major gene *Eps-A^{m1}* alleles. *J. Agric. Sci.* 2003;141(2):149-154. DOI 10.1017/S0021859603003472.
- Barber H.M., Carney J., Alghabari F., Gooding M.J. Decimal growth stages for precision wheat production in changing environments? *Ann. Appl. Biol.* 2015;166(3):355-371. DOI 10.1111/aab.12207.
- Barnard C. Histogenesis of the inflorescence and flower of *Triticum aestivum* L. *Aust. J. Bot.* 1955;3(1):1-20. DOI 10.1071/BT9550001.
- Bauer A., Frank A.B., Black A.L. Estimation of spring wheat leaf growth rates and anthesis from air temperature. *Agron. J.* 1984;76(5):829-835. DOI 10.2134/agronj1984.00021962007600050027x.
- Bonnett O.T. The development of the wheat spike. *J. Agric. Res.* 1936;53(6):445-451.
- Bleiholder H., Boom T.V.D., Langelüddecke P., Stauss R. Einheitliche Codierung der phänologischen Stadien bei Kultur- und Schadpflanzen. *Gesunde Pflanzen*. 1989;41(11):381-384. (in German)
- Briggle L.W. Morphology of wheat. In: *Wheat and Wheat Improvement*. Madison, WI: American Society of Agronomy Inc., 1967;89-116.
- Buhtz E., Boese L., Grunert C., Hamann W. Koordinierter Dezimalcode (KDC) der phänologischen Entwicklung für landwirtschaftliche Kulturpflanzen. Gemüse, Obst und Sonderkulturen. *Feldversuchswesen*. 1990;7:17-38. (in German)
- Cabeza C.E., Kin A.G., Deblonde P.M.K., Ledent J.F. Use of Haun's scale for monitoring development of wheat from flag leaf emergence to end of stem elongation. *Eur. J. Agron.* 1996;5(3-4):237-246. DOI 10.1016/S1161-0301(96)02014-X.
- Cabeza C.E., Kin A.G., Ledent J.F. Effect of water shortage on main shoot development and tillering of common and spelt wheat. *J. Agron. Crop Sci.* 1993;170(4):243-250. DOI 10.1111/j.1439-037X.1993.tb01082.x.
- Cao W., Moss D.N. Temperature effect on leaf emergence and phyllochron in wheat and barley. *Crop Sci.* 1989;29(4):1018-1021. DOI 10.2135/cropsci1989.0011183X002900040038x.
- Cao W., Moss D.N. Phyllochron change in winter wheat with planting date and environmental changes. *Agron. J.* 1991;83(2):396-401. DOI 10.2134/agronj1991.00021962008300020027x.
- Farooq M., Bramley H., Palta J.A., Siddique K.H.M. Heat stress in wheat during reproductive and grain-filling phases. *Crit. Rev. Plant Sci.* 2011;30(6):491-507. DOI 10.1080/07352689.2011.615687.
- Farooq M., Rizwan M., Nawaz A., Rehman A., Ahmad R. Application of natural plant extracts improves the tolerance against combined terminal heat and drought stresses in bread wheat. *J. Agron. Crop Sci.* 2017;203(6):528-538. DOI 10.1111/jac.12214.
- Feekes W. De Tarwe en haar milieu [Wheat and its environment]. In: *Verlagen van de Technische Tarwe Commissie*. Groningen, 1941;17:523-888. (in German)
- Fischer R.A. Wheat physiology: a review of recent developments. *Crop Pasture Sci.* 2011;62(2):95-114. DOI 10.1071/CP10344. <http://www.publish.csiro.au/journals/cp/>
- Fleckinger J. Les stades végétatifs des arbres fruitiers en rapport avec le traitements. In: *Congrès pomologie de France*. Supplément. Villefrance: Societé pomologique de France, 1948;81-93. (in French)
- Fowler D.B. Growth Stages of Wheat. In: *Winter Wheat Production Manual*. Ch. 10. Ducks Unlimited Canada and Conservation Production Systems Ltd., 2018;1001-1012.
- Fuertes-Mendizábal T., Aizpurua A., González-Moro M.B., Estavillo J.M. Improving wheat breadmaking quality by splitting the N fertilizer rate. *Eur. J. Agron.* 2010;33(1):52-61. DOI 10.1016/j.eja.2010.
- Gardner J.S., Hess W.H., Trione E.J. Development of the young wheat spike: A SEM study of Chinese spring wheat. *Am. J. Bot.* 1985;72(4):548-559. DOI 10.2307/2443587.
- Garrido-Lestache E., López-Bellido R.J., López-Bellido L. Durum wheat quality under Mediterranean conditions as affected by N rate, timing and splitting, N form and S fertilization. *Eur. J. Agron.* 2005;23(3):265-278. DOI 10.1016/j.eja.2004.12.0.
- Hack H., Bleiholder H., Buhr L., Meier U., Schnock-Fricke U., Stauss R., Weber E., Witzemberger A. Einheitliche Codierung der phänologischen Entwicklungsstadien mono- und dikotyler Pflanzen. – Erweiterung BBCH-Skala, Allgemein. *Nachrichtenbl. Deut. Pflanzenschutzd.* 1992;44(12):265-270. (in German)
- Haun J.R. Visual quantification of wheat development. *Agron. J.* 1973;65(1):116-119. DOI 10.2134/agronj1973.00021962006500010035x.
- Hay R.K., Delecolle R. The setting of rate of development of wheat plants at crop emergence: influence of the environment on rates of leaf appearance. *Ann. Appl. Biol.* 1989;115(2):333-341. DOI 10.1111/j.1744-7348.1989.tb03392.x.
- Hyles J., Bloomfield M.T., Hunt J.R., Trethowan R.M., Trevaskis B. Phenology and related traits for wheat adaptation. *Heredity*. 2020;125:417-430. DOI 10.1038/s41437-020-0320-1.
- Keller C., Baggioolini M. Les stades repères dans la végétation du blé. *Revue Romande d'Agriculture (Lausanne)*. 1954;10:17-20. (in French)
- Khadka K., Earl H.J., Raizada M.N., Navabi A. A Physio-morphological trait-based approach for breeding drought tolerant wheat. *Front. Plant Sci.* 2020;11:715. DOI 10.3389/fpls.2020.00715.
- Kiss T., Dixon L.E., Soltész A., Bányai J., Mayer M., Balla K., Allard V., Galiba G., Slafer G.A., Griffiths S., Veisz O., Karsa I. Effects of ambient temperature in association with photoperiod on phenology and on the expressions of major plant developmental genes in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Cell Environ.* 2017;40(8):1629-1642. DOI 10.1111/pce.12971.

- Kirby E.J.M. Botany of the Wheat Plant. In: Curtis B.C., Rajaram S., Macpherson H.G. (Eds.). Bread Wheat: Improvements and Production. FAO Plant Production and Protection Series No. 30. Rome: FAO, 2002;30-52.
- Kirby E.J.M., Appleyard M. Cereal Development Guide. Stoneleigh (Kenilworth, UK): NAC Cereal Unit, 1987.
- Kirby E.J.M., Appleyard M., Fellowes G. Leaf emergence and tillering in barley and wheat. *Agronomie*. 1985;5(3):193-200.
- Klemm M. Der gegenwärtige Stand der Frage über die Schädlichkeit des Apfelblütenstechers (*Anthonomus pomorum* L.). *Z. Angew. Entomologie*. 1937;23:223-26. (in German)
- Klepper B., Rickman R.W., Peterson C.M. Quantitative characterization of vegetative development in small cereal grains. *Agron. J.* 1982;74(5):789-792. DOI 10.2134/agronj1982.00021962007400050005x.
- Knott C.M. A key for the stages of development of the pea. *Ann. Appl. Biol.* 1987;111(1):233-244. DOI 10.1111/j.1744-7348.1987.tb01450.x
- Kolbe W. Seasonal course of cereal growth stages in relation to annual weather and crop protection measures. *Pflanzenschutz-Nachrichten Buyer*. 1974;27:312-363.
- Kolbe W. Studies on the course of development of cereals (1968-1984) in relation to sowing time. *Pflanzenschutz-Nachrichten Buyer*. 1984;37:337-423.
- Kronenberg L., Yates S., Boer M.P., Kirchgessner N., Walter A., Hund A. Temperature response of wheat affects final height and the timing of stem elongation under field conditions. *J. Exp. Bot.* 2021;72(2):700-717. DOI 10.1093/jxb/eraa471.
- Landes A., Porter J.R. Comparison of scales used for categorising the development of wheat, barley, rye and oats. *Ann. Appl. Biol.* 1989;115(2):343-360. DOI 10.1111/j.1744-7348.1989.tb03393.x.
- Large E.C. Growth stages in cereals illustration of the Feekes scale. *Plant Pathol.* 1954;3(4):128-129. DOI 10.1111/j.1365-3059.1954.tb00716.x.
- Laurie D.A., Griffiths S., Dunford R.P., Christodoulou V., Taylor S.A., Cockram J., Beales J., Turner A. Comparative genetic approaches to the identification of flowering time genes in temperate cereals. *Field Crops Res.* 2004;90(1):87-99. DOI 10.1016/j.fcr.2004.07.007.
- Leather S.R. Precise knowledge of plant growth stages enhances applied and pure research. *Ann. Appl. Biol.* 2010;157(2):159-161. DOI 10.1111/j.1744-7348.2010.00426.x.
- Lermer J.C., Holzner G. Beiträge zur Kenntnis der Gerste. München: R. Oldenburg, 1888. (in German)
- Lieth H. Purposes of a Phenology Book. In: Phenology and Seasonality Modeling. New York: Springer-Verlag, 1974;3-19.
- Martin D.A., Miller S.D., Alley H.P. Spring wheat response to herbicides applied at three growth stages. *Agron. J.* 1990;82(1):95-97 DOI 10.2134/agronj1990.00021962008200010022x.
- Meier U. Die Merkblattserie 27. Entwicklungsstadien von Pflanzen der Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft. *Nachrichtenbl. Deut. Pflanzenschutzd.* 1985;37:76-77.
- Meier U. (Ed.). Growth stages of plants. Entwicklungsstadien von Pflanzen. Estadios de las plantas. Stades de développement des plantes. Berlin, Wien: Blackwell Wissenschafts-Verlag, 1997. (in German)
- Meier U., Bleiholder H., Buhr L., Feller C., Hack H., Heß M., Lancashire P.D., Schnock U., Stauß R., van den Boom T., Weber E., Zwerger P. The BBCH system to coding the phenological growth stages of plants – history and publications. *J. Kulturpflanzen*. 2009;61(2):41-52.
- Meier U. Growth stages of mono- and dicotyledonous plants. Quedlinburg: Julius Kühn-Institut (JKI), 2018. DOI 10.5073/20180906-074619.
- Mott J.J., McComb A.J. Effects of moisture stress on the growth and reproduction of three annual species from an arid region of Western Australia. *J. Ecol.* 1975;63(3):825-834. DOI 10.2307/2258604.
- Nerson H., Sibony M., Pinthus M.J. A scale for the assessment of the developmental stages of the wheat (*Triticum aestivum* L.) spike. *Ann. Bot.* 1980;45(2):203-204.
- Nicholls P.B. Interrelationship between meristematic regions of developing inflorescences of four cereal species. *Ann. Bot.* 1974;38(157):827-837.
- Ochagavía H., Kiss T., Karsai I., Casas A.M., Igartua E. Responses of barley to high ambient temperature are modulated by vernalization. *Front. Plant Sci.* 2022;12:776982 DOI 10.3389/fpls.2021.776982.
- Peñuelas J., Filella I., Comas P. Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Glob. Change Biol.* 2002;8(6):531-554. DOI 10.1046/j.1365-2486.2002.00489.x.
- Peñuelas J., Filella I. Responses to a warming world. *Science*. 2001;294(5543):793-795. DOI 10.1126/science.1066860.
- Prasad V.P.V., Djanaguiraman M. Response of floret fertility and individual grain weight of wheat to high temperature stress: sensitive stages and thresholds for temperature and duration. *Funct. Plant Biol.* 2014;41(12):1261-1269. DOI 10.1071/FP14061.
- Prasad P.V.V., Pispipati S.R., Ristic Z., Bukovnik U., Fritz A.K. Impact of night time temperature on physiology and growth of spring wheat. *Crop Sci.* 2008;48(6):2372-2380. DOI 10.2135/cropsci2007.12.0717.
- Rademacher W. Plant growth regulators: Backgrounds and uses in plant production. *J. Plant Growth Regul.* 2015;34:845-872. DOI 10.1007/s00344-015-9541-6.
- Rajan S., Tiwar D., Singh T., Saxena P., Singh S., Reddy N., Upret K.K., Burondkar M., Bhagwan A., Kennedy R. Application of extended BBCH scale for phenological studies in mango (*Mangifera indica* L.). *J. Appl. Hortic.* 2011;13(2):108-114 DOI 10.37855/jah.2011.v13i02.25.
- Rawson H.M., Macpherson H.G. Irrigated wheat: managing your crop. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome: FAO, 2000.
- Robinson M.A., Letarte J., Cowbrough M.J., Sikkema P.H., Tardif F.J. Winter wheat (*Triticum aestivum* L.) response to herbicides as affected by application timing and temperature. *Can. J. Plant Sci.* 2015;95(2):325-333. DOI 10.4141/cjps-2014-109.
- Sanna G., Giunta F., Motzo R., Mastrangelo A.M., De Vita P. Genetic variation for the duration of pre-anthesis development in durum wheat and its interaction with vernalization treatment and photoperiod. *J. Exp. Bot.* 2014;65(12):3177-3188. DOI 10.1093/jxb/eru170.
- Schulz R., Makary T., Hartung T., Gruber S., Gruber S., Donath S., Dohler J., Weiss K., Ehrhart E., Claupein W., Piepho H.P., Pekrun C., Müller T. Is it necessary to split nitrogen fertilization for winter wheat? On-farm research on Luvisols in South-West Germany. *J. Agric. Sci.* 2015;153(4):575-587. DOI 10.1017/S002185961400.
- Simmons S.R., Oelke E.A., Anderson P.M. Growth and Development Guide for Spring Wheat. St. Paul, MN: University of Minnesota Agricultural Extension Service, 1985.
- Singh A.K., Bajpai A., Rajan S., Das S.S., Mishra K.K. Modified BBCH codification and correlation of phenological characteristics with climatic variables in Jamun (*Syzgium cumini* skeels). *Sci. Hortic.* 2021;283:110081 DOI 10.1016/j.scienta.2021.110081.
- Slafer G.A., Rawson H.M. Sensitivity of wheat phasic development to major environmental factors: a re-examination of some assumptions made by physiologists and modellers. *Funct. Plant Biol.* 1994;21(4):393-426. DOI 10.1071/PP9940393.
- Slafer G.A., Whitechurch E.M. Manipulating wheat development to improve adaptation and to search for alternative opportunities to increase yield potential. In: Reynolds M.P., Ortiz-Monasterio J.I., McNab A. (Eds.). Application of physiology to wheat breeding. Mexico City: CIMMYT, 2001;167-170.
- Soenen A. Les bases de l'avertissement en culture fruitière. Le développement du bourgeon floral. Comptes rendus de Recherches. IRSIA, 1951. (in French)
- Soenen A. Les bases de l'avertissement en culture fruitière. Dissertation. Louvain: Institut Agronomique, 1952. (in French)
- Sparks T.H., Menzel A., Stenseth N.C. European cooperation in plant phenology. *Clim. Res.* 2009;39:175-177. DOI 10.3354/cr00829.
- Stefany P. Vernalization requirement and response to day length in guiding development in wheat. Wheat Special Report No. 22. México: CIMMYT, 1993.
- Suárez-López P., Wheatley K., Robson F., Onouchi H. CONSTANS mediates between the circadian clock and the control of flowering in Arabidopsis. *Nature*. 2001;410(6832):1116-1120. DOI 10.1038/35074138.
- Sylvester-Bradley R. Revision of a code for stages of development in oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Asp. Appl. Biol.* 1985;10:395-400.
- Thomas W.T.B. The value of decimal cereal growth stages. *Ann. Appl. Biol.* 2014;165(3):303-304. DOI 10.1111/aab.12145.
- Tottman D.R. The decimal code for the growth stages of cereals, with illustrations. *Ann. Appl. Biol.* 1987;110(2):441-454. DOI 10.1111/j.1744-7348.1987.tb03275.x.
- Tottman D.R. The effects of broad-leaved weed herbicides applied to cereal crops at different growth stages. In: Aspects of Applied Biology I: Broad-Leaved Weeds and Their Control in Cereals. Warwick: University of Warwick, 1982;201-210.

- Tottman D.R. The identification of growth stages in winter wheat with reference to the application of growth-regulator herbicides. *Ann. Appl. Biol.* 1977;87(2):213-224. DOI 10.1111/j.1744-7348.1977.tb01877.x.
- Trethowan R.M., Morgunov A., He Z.H., De Pauw R., Crossa J., Warburton M., Baytasov A., Zhang C., Mergoum M., Alvarado G. The global adaptation of bread wheat at high latitudes. *Euphytica*. 2006;152:303-316. DOI 10.1007/s10681-006-9217-1.
- Trevaskis B., Bagnall D.J., Ellis M.H., Peacock W.J., Dennis E.S. MADS box genes control vernalization-induced flowering in cereals. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2003;100(22):13099-13104. DOI 10.1073/pnas.1635053100.
- Triboi E., Martre P., Triboi-Blondel A.M. Environmentally-induced changes in protein composition in developing grains of wheat are related to changes in total protein content. *J. Exp. Bot.* 2003;54(388):1731-1742. DOI 10.1093/jxb/erg183.
- Troitzky N.N. Vorläufige Untersuchungsmittel der experimentell-biologischen Station für angewandte Entomologie. Leningrad, 1925. Republished in: Kolbe W. (Ed.) Jahreszeitlicher Verlauf der Entwicklungsstadien bei Obstarten in Beziehung zu Jahreswitterung und Pflanzenschutzmaßnahmen. *Pflanzenschutz-Nachrichten Bayer*. 1979;32:97-163.
- Ullah A., Nadeem F., Nawaz A., Siddique K.H.M., Farooq M. Heat stress effects on the reproductive physiology and yield of wheat. *J. Agron. Crop Sci.* 2021;208(1):1-17. DOI 10.1111/jac.12572.
- Ullah S., Bramley H., Mahmood T., Trethowan R. A strategy of ideotype development for heat-tolerant wheat. *J. Agron. Crop Sci.* 2020;206(2):229-241. DOI 10.1111/jac.12378.
- Vahamidis P., Karamanos A., Economou G., Fasseas C. A new scale for the assessment of wheat spike morphogenesis. *Ann. Appl. Biol.* 2014;164(2):220-231. DOI 10.1111/aab.12097.
- Waddington S.R., Cartwright P.M., Wall P.C.A. Quantitative scale of spike initial and pistil development in barley and wheat. *Ann. Bot.* 1983;51(1):119-130. DOI 10.1093/oxfordjournals.aob.a086434.
- Whitechurch E.M., Slafer G.A., Miralles D.J. Variability in the duration of stem elongation in wheat and barley genotypes. *J. Agron. Crop Sci.* 2007;193(2):138-145. DOI 10.1111/j.1439-037X.2007.00260.x.
- Wilhelm W.W., McMaster G.S. Importance of the phyllochron in studying development and growth in grasses. *Crop Sci.* 1995;35(1):1-3. DOI 10.2135/cropsci1995.0011183X003500010001x.
- Wu W., Wang Y., Wang L., Xu H., Zörc C., Geilfus C.-M., Xue C., Sun Z., Ma W. Booting stage is the key timing for split nitrogen application in improving grain yield and quality of wheat – A global meta-analysis. *Field Crops Res.* 2022;287:108665. DOI 10.1016/j.fcr.2022.108665.
- Xue C., Auf'm Erley G.S., Rossmann A., Schuster R., Koehle P., Mühling K.H. Split nitrogen application improves wheat baking quality by influencing protein composition rather than concentration. *Front. Plant Sci.* 2016a;7:738. DOI 10.3389/fpls.2016.00.
- Xue C., Auf'm Erley G.S., Rücker S., Koehler P., Obenauf U., Mühling K.H. Late nitrogen application increased protein concentration but not baking quality of wheat. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 2016b;179(4):591-601. DOI 10.1002/jpln.2015005.
- Yanovsky M.J., Kay S.A. Molecular basis of seasonal time measurement in *Arabidopsis*. *Nature*. 2002;419(6904):308-312. DOI 10.1038/nature00996.
- Zadoks J.C., Chang T.T., Konzak C.F. A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Res.* 1974;14(6):415-421. DOI 10.1111/j.1365-3180.1974.tb01084.x.
- Zhao G., Gao Y., Gao S., Xu Y., Liu J., Sun C., Gao Y., Liu S., Chen Z., Jia L. Phenological growth stages of *Sapindus mukorossi* according to BBCH scale. *Forests*. 2019;10(462):1-15. DOI 10.3390/f1006046.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 13.04.2023. После доработки 26.05.2023. Принята к публикации 07.06.2023.