

УДК 551.5:581.14

**А. М. Польовий**, д.г.н., проф.

*Одеський державний екологічний університет*

## МАТЕМАТИЧНЕ МОДЕЛЮВАННЯ РОСТУ АПЕКСА ПАГОНА ЗЛАКОВИХ КУЛЬТУР

*Розглядається органоутворююча діяльність апекса пагона злакових культур: ритмічна зміна розмірів апекса та утворення вузла, листка, міжвузля пагона, квітки.*

**Ключові слова:** апекс, ріст, примордій, стадія розвитку, метамер, органогенез, пластохрон, клітина, пагін, фітомер, ділення.

**Вступ.** Ріст рослин відбувається протягом всього онтогенезу на відміну від тварин, у яких збільшення розмірів тіла здійснюється тільки в період ембріогенезу й молодості. Постійний ріст у довжину стебел і коренів, утворення нових листків – це спосіб отримання достатньої кількості поживних речовин, тобто CO<sub>2</sub>, мінеральних солей, води й енергії у вигляді тепла і світла. Цей ріст забезпечується постійним функціонуванням апікальних меристем, які формують усі частини рослинного організму. Апікальні меристеми головного пагона і кореня закладаються на ранніх фазах розвитку зародка. Усе більше віддаляючись один від одного в ході вегетативного росту, вони функціонують як два постійно діючих ембріональних центри рослинного організму.

Пагін вищої рослини складається з метамерів, до складу кожного з них входять: міжвузля як частина стебла, вузол, листки і пазушні бруньки, які відходять від вузла. Усі ці компоненти пагона формуються його апексом.

Апекс (лат. *apex* – верхівка), або конус наростання, – первинна апікальна меристема пагона, що займає дистальне положення у верхівковій або пазушній бруньках. В рамках моделювання органогенезу рослин виділяється два великих напрямки [1].

В рамках першого напрямку основна увага приділяється морфологічним характеристикам органоутворювального процесу, оскільки мінливість зовнішньої форми значно точніше динаміки прихованих показників стану метаболічних систем. Закладені в моделі принципи могли бути у більшій мірі приписані як рослинам, так і тваринним організмам.

До одного з найбільш абстрактних завдань цього напрямку слід віднести моделювання виникнення просторової неоднорідності в початковому однорідному середовищі. У такій постановці відбилися дві фундаментальні проблеми теоретичної біології: пояснення природи клітинного диференціювання (морфологічної і біохімічної сторін) і походження життя (утворення біологічних макромолекул у гомогенному неорганічному середовищі). Найбільший розвиток одержали два підходи до вирішення цього завдання.

До першого з них відноситься підхід, який базується на результатах термодинаміки відкритих систем. Тут з погляду біології інтерпретується той факт, що в дисипативних, далеких від термодинамічної рівноваги, системах з хімічними і дифузійними процесами в результаті посилення флуктуації виникають упорядковані структури при постійних граничних умовах [2].

Основою другого підходу є результати нової області дискретної математики – теорії клітинних просторів. Наділяючи найпростіші кінцеві автомати абстрактною властивістю самовідтворення, і імітуючи їхнє поведіння на ПЕОМ, можна

спостерігати у „тканині“, що росте з абсолютно ідентичних клітин-автоматів, деякий упорядкований розподіл їх станів [3].

Ця ідея була реалізована ще в одному підході [4]. Не пов'язані явно з просторовими координатами автомати можуть утворювати лінійні послідовності, що розгалужуються, (системи Лінденмейера або L-системи). Характер галуження залежить від структури автомата ("генетичної програми") і сигналів, що надходять із зовнішнього середовища, ("екологічних умов").

Моделювання морфогенезу на тканинному рівні пов'язано з теоріями біологічного поля А.Г. Гурвіча [5] і хімічного морфогенезу А.М. Тьюрінга [6].

На основі аналізу розвитку зародкової тканини на ранніх стадіях, А.Г. Гурвіч припустив, що між клітинами існує силова взаємодія типу електростатичної, яка визначає напрям переважного розростання тканини а, отже, і її форму. Визначене в такий спосіб біологічне поле могло створюватися і сприйматися макромолекулярними структурами клітинних ядер, які знаходяться в енергетично збуджених станах („нерівнозваженими молекулярними констеляціями“).

Ідея А.М. Тьюрінга про хімічний механізм керування морфогенезом: містить наступні положення. Деяка гіпотетична речовина (морфоген) утворюється в ділянках меристеми, де відбувається закладення нових органів, і дифундує по тканині. При цьому морфоген руйнується в кожній точці зі швидкістю, яка залежить від його концентрації; цим імітується його включення в метаболізм. Закладення зачатків наступних органів відбувається в місцях, де концентрація морфогена виявляється нижче порогової.

Роботи другого напрямку розвивалися в рамках математичного моделювання продукційного процесу рослин.

До одним з найпростіших методів моделювання розвитку рослин відноситься розрахунок строків настання фенологічних фаз на основі агрометеорологічної інформації. Його популярність пояснюється, з одного боку, важливістю прогнозу фенологічних фаз розвитку для агрономічної практики і використанням їх у найпростіших прикладних моделях продукційного процесу рослин, а з іншого боку – легкістю побудови розрахункових формул і доступністю необхідних для цього дослідних даних.

Деяке уявлення про морфологічний стан рослини можна отримати за допомогою маси рослини і маси окремих його органів. Існує статистично достовірний зв'язок між масою і площею листової поверхні рослин, кількістю листків, товщиною стебла, висотою і фітомасою різних сільськогосподарських культур.

Непрямий опис органогенезу закладено вже в найпростіших рівняннях динаміки фітомаси, тим більше в моделях, які описують розподіл асимілятів в органах відповідно до ростових функцій. Для визначення ростових функцій запропоновано використовувати „біологічний“ час, обумовлений температурою навколишнього середовища [7]. У роботі [8] досліджена можливість зв'язати їх з рівнем метаболізму органів. У моделі [9] органогенез представлений спеціальним алгоритмом ініціації фітомерів. Постулюється визначальна роль забезпеченості рослини первинними продуктами фотосинтезу в регуляції розвитку. Ініціація чергового фітомера і включення рівняння його росту в модель відбувається тоді, коли фонд вуглеводів у попередньому фітомері цього ж класу стійко перевищує деяке граничне значення.

У роботі М.О. Кана [1] в систему уявлень про органогенез введені механізми клітинного рівня. В запропонованій моделі апекса пагона послідовно розглянуті однорідна меристема, неоднорідність клітин за тривалістю мітотичного циклу і неоднорідність за об'ємом.

### **Матеріали та методи досліджень.**

Згідно визначення Д.А. Сабініна [10], розвиток варто розуміти як «зміни в новостворених елементах структури організму, обумовлені проходженням організмом життєвого циклу». З цього погляду розвиток невіддільний від процесів росту, які полягають саме в новоутворенні елементів структури організму від субмікроскопічних до цілком мікроскопічних, від мікромолекул і клітин до органів.

Будова і діяльність конуса наростання пагона злакових культур, процеси закладки листків, міжвузля, пазушних бруньок, придаткових коренів, формування суцвіть вивчені детально в роботах [11, 12]. Кількісний же опис росту конуса наростання пагона поки знаходиться на початковій стадії. Розвиток моделювання органоутворюючої діяльності апекса є предметом нашого дослідження.

Основним методом дослідження є математичне моделювання росту конуса наростання пагона злакових культур, що виконується в рамках розвитку кількісної теорії продукційного процесу рослин.

### **Результати дослідження та їх аналіз.**

Розміри гладкої частини конуса наростання ритмічно змінюються: при закладенні нового примордія: конус зменшується до мінімального розміру, а потім поступово збільшується у висоту й у діаметрі, досягаючи максимуму перед закладенням наступного листового примордія. Пластохрон – проміжок часу між закладенням на конусі наростання двох послідовних листових примордій, тобто часу, зайнятого одним елементарним етапом розвитку пагона (утворенням вузла, листка і міжвузля). Пластохрон розглядається як біологічний показник особливостей органоутворення рослин.

Інтервали онтогенезу пагона, які проходять протягом одного пластохрона, називаються стадіями, нумеруються відповідно до номера поточного пластохрона, на рис. 1 показані 8, 9 і 10-я стадії; 9-я стадія – від моменту оформлення 9-го примордія до моменту оформлення 10-го примордія. Протягом кожної стадії – пластохрона об'єм і маса конуса наростання змінюються від мінімального значення до максимального. У межах стадії виділяються підстадії: рання, середня і пізня. На рис. 2 показані три підстадії 9-ої стадії – формування 9-го примордія – відповідно рання, середня і пізня, а також зазначені моменти переходів від 8-ої стадії до 9-ої і від 9-ої до 10-ої стадій. Відзначено періоди максимуму і мінімуму розмірів конуса наростання. Зміни розмірів конуса наростання відбуваються тільки за рахунок зміни кількості клітин. Розміри окремих клітин меристеми залишаються, як протягом одного пластохрона, так і протягом ряду послідовних пластохронів, приблизно однаковими.

Конус наростання пагона злаків досить однотипний по будові і функціонуванню. Початок закладення листового примордія (листового зачатка) йде за рахунок переκлиналих ділень туніки конуса наростання. Швидке поширення ділень по окружності конуса призводить до того, що поступово утворюється випирання, яке називають листовим горбиком. Об'єм листового горбика швидко збільшується, і в нього утягується значна частина конуса наростання. У цій частині концентруються клітинні ділення. В залежності від відстані від кінчика конуса наростання ( $K$ ), на якому виникає горбик, у нього втягується різна кількість клітин конуса. Поступово горбик перетворюється в листовий зачаток – примордій ( $P$ ) і виділяється з конуса наростання. При цьому об'єм конуса значно зменшується. Зачаток листка швидко росте в довжину. Ріст йде нерівномірно, тому зародковий листок загинається над верхівкою (рис. 2).

Після відділення листка відбувається перерозподіл клітинних ділень, в результаті чого об'єм конуса наростання швидко відновлюється і починається утворення нового листка. Послідовні примордії закладаються один над одним впритул; зачатків міжвузля ( $M$ ) на конусі наростання ще немає.

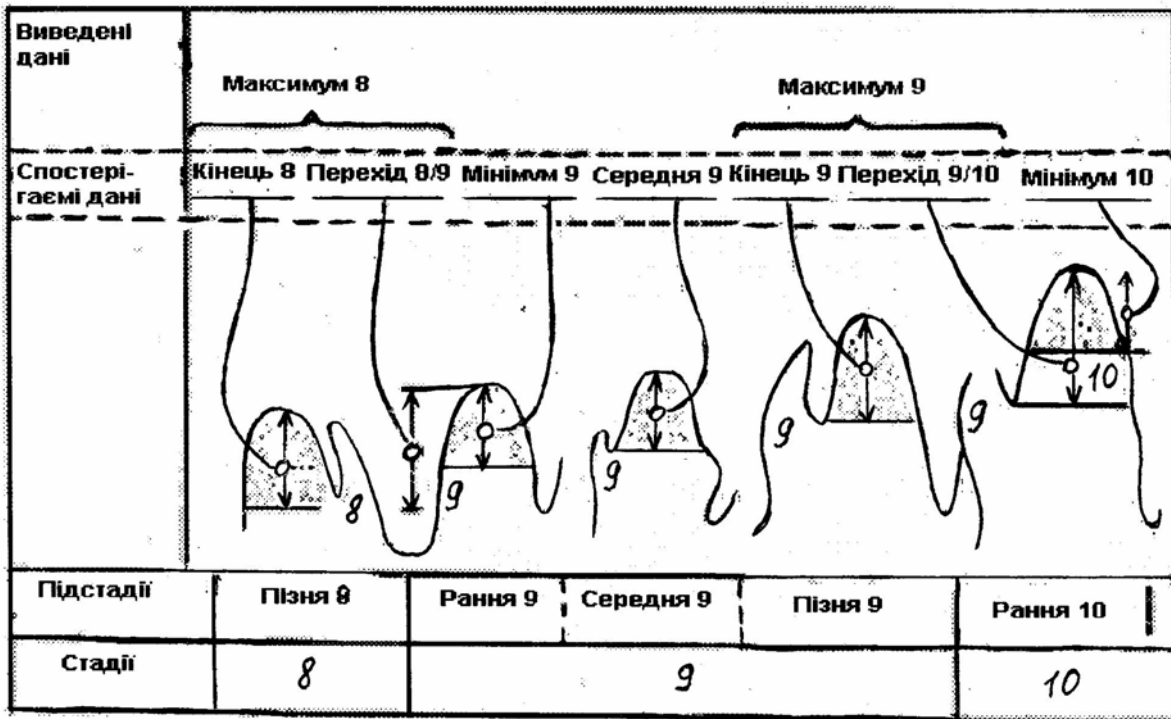


Рис. 1 – Схема закладки листкових примордіїв [12].

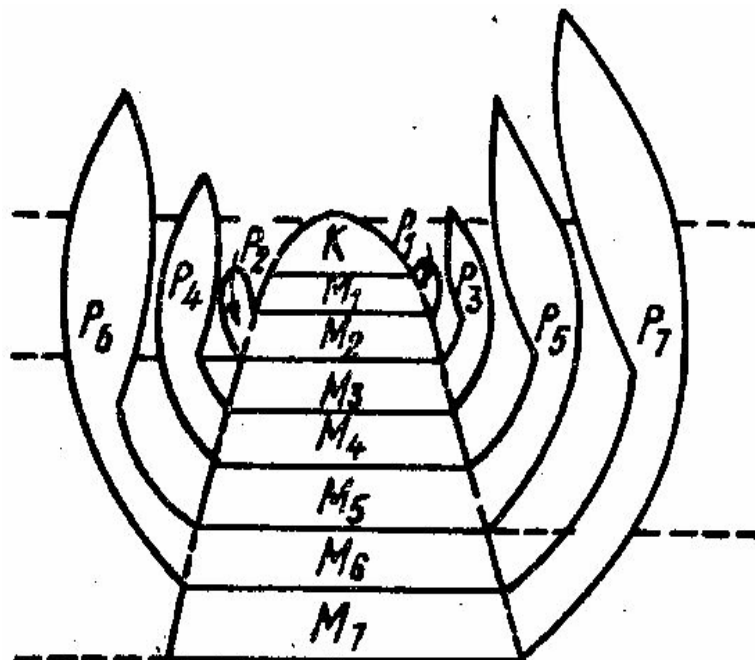


Рис. 2 – Схема виділення послідовних примордіїв міжвузля [12].

При моделюванні процесу формують формувальної діяльності конуса наростання за одиницю часу (крім традиційних) будемо приймати тривалість елементарного етапу розвитку пагона – пластохрон і вирахування часу функціонування окремого фітомера, його члеників і пагона в цілому проводити у пластохронах.

Застосуємо для опису процесу закладки на конусі наростання пагона злаків листового примордія і його відділення теорію катастроф [13], ґрунтуючись на концепції, викладеній у [14], яка використана для моделювання переключення від вегетативного до репродуктивного розвитку верхівки пагона.

Існує цілком визначений зв'язок між характеристиками конуса наростання, такими, як внутрішня питома швидкість росту конуса наростання, розмірами конуса наростання і примордія, тривалістю пластохрона і відносною швидкістю росту конуса наростання.

Позначимо через  $m^{к.н(мер)}$  – масу конуса наростання перед закладкою листового примордія, а через  $m^{пр(мер)}$  – масу листового примордія безпосередньо після закладки. В зв'язку з тим, що розглядається тільки меристематична тканина, надалі індекс (мер) опускаємо.

Введемо умовні змінні, які зв'язують розміри конуса наростання і примордія. Це змінна  $x$ , яка представляє собою відношення маси примордія до маси конуса наростання

$$x = m^{np} / m^{к.н}, \quad (1)$$

і змінна  $y$ , яка визначається за виразом

$$y = \alpha(m^{к.н} - c_a), \quad (2)$$

де  $c_a$  – параметр, мг;  $a$  – масштабний фактор, безрозмірний.

Природно, що весь конус наростання не може перетворитися в листовий примордій, внаслідок цього величина  $x$  міняється в межах

$$x_{\min} \leq x \leq x_{\max} \quad (3)$$

і величини  $x_{\min}$  і  $x_{\max}$  обмежують межі зміни  $x$ .

Вважаємо, що виділений із приросту біомаси зародкових фітомерів ріст біомаси конуса наростання в період від закладки до відділення листового примордія визначається швидкістю надходження в конус наростання вільних вуглеводів і азоту, синтезу запасних вуглеводів і білків, речовини клітинних стінок, які поряд з факторами навколишнього середовища, визначають ріст клітин діленням. Опишемо швидкість росту біомаси конуса наростання рівнянням

$$\frac{dm^{к.н}}{dt} = \left( \frac{dC_{\text{в}}^{к.н}}{dt} + \frac{dC_{\text{зан}}^{к.н}}{dt} + \frac{dC_{\text{клім}}^{к.н}}{dt} \right) K_C + \frac{dN_{\text{в}}^{к.н}}{dt} + \frac{dN_{\text{зан}}^{к.н}}{dt}, \quad (4)$$

де  $dm^{к.н}/dt$  – приріст сухої біомаси конуса наростання, мг·доба<sup>-1</sup>;

$dC_{\text{в}}^{к.н} / dt$  – кількість вільних вуглеводів, мг С·доба<sup>-1</sup>;

$dC_{\text{зан}}^{к.н} / dt$  – швидкість синтезу запасних вуглеводів, мг С·доба<sup>-1</sup>;

$dC_{\text{клім}}^{К.Н} / dt$  – швидкість синтезу речовини клітинних стінок, мг С·доба<sup>-1</sup>;

$dN_6^{К.Н} / dt$  – кількість вільного азоту, мг N·доба<sup>-1</sup>;

$dN_{\text{син}}^{К.Н} / dt$  – швидкості синтезу білків, мг N·доба<sup>-1</sup>;

$K_C$  – коефіцієнт для перерахування вуглецю в органічну речовину.

Тоді відносна швидкість росту конуса наростання  $R_m^{К.Н}$  визначається за співвідношенням

$$R_m^{К.Н} = \frac{1}{m^{К.Н}} \frac{dm^{К.Н}}{dt}. \quad (5)$$

Змінювання величини  $x$  визначаємо за рівнянням [13, 14]:

$$\frac{dx}{dt} = \beta \left[ -4b(x - x_0)^3 + 2a(x - x_0) - fy - \frac{h(2x - x_{\min} - x_{\max})}{(x_{\max} - x)^2 (x - x_{\min})^2} \right], \quad (6)$$

де  $\beta$  – масштабний фактор, безрозмірний;  $b$  – параметр, доба<sup>-1</sup>;  $f$  – параметр, мг<sup>-1</sup>·доба<sup>-1</sup>;  $h$  – параметр, доба<sup>-1</sup>;  $a$  – параметр, доба<sup>-1</sup>.

У рівнянні (6) вираз у правій частині розглядається як рівняння стану, що визначає зв'язок між розмірами конуса наростання і листкового примордія; воно є власне кажучи функцією катастроф.

Другу умовну змінну  $y$  визначаємо за рівнянням

$$\frac{dy}{dt} = R_m^{К.Н} (y + \alpha c_a), \quad (7)$$

у якому  $y$  в точці  $t = 0$  еквівалентно  $m^{К.Н}$  у точці  $t = 0$ .

Тривалість періоду від початку закладки до відділення листкового примордія, тобто тривалість одного пластохрона  $t_{\text{пл}}$ , визначаємо за рівнянням

$$t_{\text{пл}} = \frac{\ln(1 - x)}{R_m^{К.Н} - \mu^{К.Н}}, \quad (8)$$

де  $\mu$  – внутрішня питома швидкість росту конуса наростання, доба<sup>-1</sup>.

Час закінчення детермінації (відділення) кожного  $n$ -го фітомера від дати посіву  $t_{\text{дем}}^{\phi(n)}$  визначається як

$$t_{\text{дем}}^{\phi(n)} = t_c + \sum_n t_{\text{пл}}^{\phi(n)}, \quad (9)$$

де  $t_c$  – час проростання насіння, доба.

Приріст сухої біомаси  $n$ -го фітомера в період його детермінації знаходиться за співвідношенням

$$\frac{dm^{\phi(n)}}{dt} = \frac{dx}{dt} m^{k.n} \quad (10)$$

Встановлено [10], що від закінчення процесу детермінації зачатка вегетативного органа пагона – фітомера до початку його видимого росту проходить три пластохрона. Тоді час початку видимого росту  $n$ -го фітомера від дати посіву може бути визначений за виразом

$$t_{в.р}^{\phi(n)} = \sum_n t_{дет}^{\phi(n+3)} \quad (11)$$

Загальна кількість фітомерів пагонів злакових складається із зародкових фітомерів та заново сформованих. Ця величина порівняно постійна для даного виду, різновиду, сорту. Максимально можливу кількість фітомерів  $n_{\max}$  відносять до числа стійких ознак, які характеризують екотип або сорт.

Швидкість закладення нових фітомерів (темп формуютьоючої діяльності конуса наростання) визначається тривалістю пластохронів. Пластохрон виявляється зручною і найбільш прийнятною, по [12], часовою одиницею внутрішнього ритму розвитку пагонів. Дослідження абсолютної тривалості пластохронів у злаків нечисленні [12]. У одного із видів *бамбука* тривалість пластохрона 2,1 дні, у більшості сортів рису пластохрон дорівнює 10 днів, у тимофіївки в залежності від періоду вегетації дорівнює 9,8–14 днів. У кукурудзи протягом ембріогенеза тривалість пластохронів від першого до п'ятого і шостого неухильно зростає (від 4 до 13 днів), а протягом вегетативної фази росту пагона послідовні пластохрони усе більш коротшають (від 4 днів до 1/4 дня)

Послідовні фітомери, які складають пагін, змінюються закономірно, відповідно до внутрішнього ритму розвитку пагона і впливу зовнішніх факторів. Кількість фітомерів на пагоні може варіювати для даного виду, але варіювання, як і співвідношення кількості фітомерів у різних зонах пагона, підлягає визначеній числовій закономірності, яка відображає внутрішній ритм діяльності конуса наростання. Відзначається [11, 12], що після закладення такої цілком визначеної кількості фітомерів у злакових настає закладення суцвіття. Виходячи з цього при  $n=n_{\max}$  відбувається закладка суцвіття, перетворення вегетативного конуса наростання в репродуктивний.

Суцвіття злаків – це система видозмінених пагонів, його утворення – процес дуже складний, дробовий, повторюваний багато разів, що піддається розділенню на етапи. Розглядаючи суцвіття як самостійний складний (верхівковий) фітомер пагона, виділимо в ньому послідовний процес утворення нових метамерів – сегментів (зародкових члеників) осі суцвіття, а також появи на зародковій осі суцвіття конусів наростання другого порядку – зародкових колосків. Для зручності інтерпретації фізіологічних процесів під час росту і розвитку суцвіття візьмемо за одиницю часу тривалість процесу детермінації нових метамерів – сегментів і зародкових колосків. Процедура визначення часу початку і закінчення процесу детермінації метамерів колоса аналогічна описаній вище.

Конус другого порядку представляє собою самостійне утворення, з якого формуються нові метамерні органи – йдуть послідовно процеси закладки і диференціації квіткових бугорків. При цьому в залежності від виду суцвіття можуть розглядатися конуси наростання третього, четвертого і наступного порядків.

З моменту закладки суцвіття швидкість росту конуса наростання значно зростає і на ньому відбувається утворення сегментів (зародкових члеників) осі суцвіття. Після

визначення швидкості росту конуса наростання за рівнянням (4), знову введемо умовну змінну, яка визначає співвідношення розмірів сегмента  $m^{сегм}$  і конуса наростання

$$x' = m^{сегм} / m^{к.н} . \quad (12)$$

Вважаємо, що весь конус наростання не може перетворитися в сегмент, в зв'язку з цим величина  $x'$  міняється в межах

$$x'_{\min} \leq x' \leq x'_{\max} . \quad (13)$$

Використовуючи рівняння (5)–(11), визначимо час початку видимого росту сегментів  $t_{в.р}^{сегм(j)}$ , їх кількість  $j$  та розміри після закінчення процесу детермінації  $m^{сегм(j)}$ .

Будемо розглядати суху біомасу  $j$ -го сегмента, розраховану за рівнянням, аналогічно рівнянню (10), як початкову біомасу конуса наростання другого порядку, з якого формуються нові метамери – квіткові горбики.

Опишемо швидкість росту біомаси  $j$ -го сегмента після детермінації в залежності від надходження в нього вільних вуглеводів і азоту, синтезу запасних вуглеводів і білків, синтезу речовини клітинних стінок рівнянням, аналогічно (4).

Приймаємо, що весь сегмент – конус наростання другого порядку – не може перетворитися в квітковий горбик. Виходячи з цього, умовна змінна  $x''$ , яка визначає співвідношення розмірів квіткового горбика  $m^{кв}$  і сегмента

$$x'' = m^{кв} / m^{сегм} , \quad (14)$$

буде змінюватися в межах

$$x''_{\min} \leq x'' \leq x''_{\max} . \quad (15)$$

За аналогією з моделюванням детермінації на конусі наростання першого порядку визначимо за рівняннями (5) – (11) час початку видимого росту квіткових горбків  $t_{в.р}^{кв(q)}$ , їх кількість  $q$  і розміри після завершення процесу детермінації  $m^{кв(q)}$ .

При моделюванні розвитку вегетативної і репродуктивної сфери злаків нами за елементарну ростову одиницю (одиниці росту і розвитку) приймався фітомер, а за елементарну одиницю часу – тривалість фізіологічного процесу детермінації.

Ми визначили час детермінації фітомерів пагона, суцвіття, їхню кількість, початкові розміри метамерів після закінчення процесу детермінації. Час може бути виражений в будь-якій часовій шкалі – календарно в днях від посіву, сумах активних або ефективних температур, які накопичились від початку посіву до дати настання змін у конусі наростання.

### **Висновки.**

Система рівнянь (1)–(15) описує основні принципи математичного моделювання росту конуса наростання злакових культур.

Як елементарна ростова одиниця (одиниці росту і розвитку) при моделюванні розвитку вегетативної і репродуктивної сфери злаків розглядається фітомер і як елементарна одиниця часу – тривалість фізіологічного процесу детермінації, що дозволяє визначити час детермінації фітомерів пагона, суцвіття, їх кількість, початкові розміри метамерів після закінчення процесу детермінації.



Запропонований нами підхід моделювання розвитку рослин дозволяє сформулювати новий напрям у моделюванні продукційного процесу, розглядаючи його як процес органотворюючої діяльності конуса наростання пагона злакових культур за різноманітних умов навколишнього середовища.

### Список літератури

1. Кан Н.А. Органогенез и морфологическая структура посевов злаков в моделях погода – урожай. – С.-Пб.: Гидрометеиздат, 1992. – 133 с.
2. Кернер Б.С., Осипов В.В. Свойства устойчивых диссипативных структур в математических моделях морфогенеза //Биофизика. – 1982.– Т. 27. № 1.– С.137–143.
3. Антер М. Кибернетика и развитие. – М.: Мир, 1970. – 215 с.
4. Lindenmayer A. Developmental algorithms for multicellular organisms: A survey of L-systems //J. Theor. Biol. – 1975. – V. 54. – P. 3–22.
5. Гурвич А.Г. Теория биологического поля. – М.: 1944. – 206 с.
6. Turing A.M. The chemical basis morphogenesis //Phil. Trans. Roy. Soc. London B. – 1952. – V. 237. – P. 37–72.
7. Галямин Е.П. Оптимизация оперативного распределения водных ресурсов в орошении. – Л.: Гидрометеиздат, 1981. – 272 с.
8. Гуляев Б.И. Вопросы количественного описания ростовых функций растений //Физиология и биохимия культурных растений. – 1981. –Т. 13. № 3. – С. 227–238.
9. Сиротенко О.Д., Абашина Е.В., Добрачев Ю.П. Двухфундовая феноменологическая модель морфогенеза и продуктивности яровой пшеницы //Тр. ВНИИСХМ. – 1985. – Вып. 10. – С. 26–42.
10. Сабинин А.Д. Физиология развития растений. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – 195 с.
11. Куперман Ф.М. Физиология развития, роста и органогенеза пшеницы. /В кн.: Физиология сельскохозяйственных растений. – М.: МГУ, 1969. – Т. 4. – С. 7–204.
12. Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. – М.: Наука, 1971. – 358 с.
13. Poston T., Stewart J. Catastrophe Theory and its Application. – London: Pitmen, 1978.
14. Thorley J.H.M., Cockshull K.E. A catastrophe model for the switch vegetative to reproductive growth in the shoot apex. //Ann. Bot., 1980. – V. 46. N 3. – P. 333–341.

#### Математическое моделирование роста апекса побега злаковых культур.

Полевой А.Н.

*Рассматривается органобразовательная деятельность апекса побега злаковых культур: ритмическая смена размеров конуса нарастания и образования узла, листа, междоузлия побега и цветка.*

**Ключевые слова:** апекс, рост, примордий, стадия развития, метамер, органогенез, пластохрон, клетка, побег, фитомер, деление,

#### Mathematical modelling of shoot apex growth of cereal cultures.

Polevoy A.N.

*It is considered organogenesis activity of shoot apex of cereal cultures: rhythmic change of the sizes of shoot apex and formation of stem unit, leaf and a flower.*

**Key words:** apex, growth, primordia, a stage of development, metamer, organogenesis, plastochrone, a cell, stem, phytomer, division,