

ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ РАСТЕНИЙ ГОРОХА В ОНТОГЕНЕЗЕ

М.Н. САЩЕНКО, кандидат биологических наук,
О.А. ПОДВИГИНА, доктор сельскохозяйственных наук
ГНУ ВНИИ сахарной свеклы им. А.Л. Мазлумова

Установлена возрастная периодизация жизненного цикла гороха и определена взаимосвязь с этапами органогенеза и фазами развития растений. Показано, что у индетерминантных форм гороха виргинильное возрастное состояние продолжается в течение всего онтогенеза, а высокая влажность и оптимальная температура способствуют образованию большего количества репродуктивных узлов и бобов. Детерминантный тип характеризуется быстрым прохождением периодов цветения, плодообразования и созревания семян. Данные исследования расширяют и углубляют теоретические представления о природе онтогенеза гороха.

Ключевые слова: растения гороха, возрастные состояния, фазы и этапы развития.

Введение

Морфологическое развитие растений является важнейшим интегральным показателем биологических особенностей, закрепленных в генотипе, и отражает реакцию растений на изменения факторов внешней среды, которые прямо или косвенно воздействуют на биологический ритм. Известно, что каждый сорт культурных растений представляет собой целостную морфогенетическую структуру со своими особенностями роста, образования органов и формирования продуктивности на каждом этапе развития. Структура сорта морфологически отражает наследственно устойчивую взаимосвязь между различными процессами онтогенеза [1].

В ходе онтогенеза растения создается цепь последовательно развивающихся структур, причем каждая такая структура возникает в результате комплексов физиолого-биохимических процессов и, образовавшись, становится материальной основой для осуществления качественно иных жизненных процессов, которые в свою очередь порождают новую структуру и т.д. до конца жизни данной особи или воспроизведения новой – дочерней [2].

Известно, что морфогенез с точки зрения функционального значения формирующихся органов позволяет выделять в жизненном цикле растений три основных периода [3]. Первый период – формирование и рост вегетативных органов (корней, стеблей листьев), выполняющих важнейшие функции питания, дыхания, водоснабжения, синтеза и передвижения веществ внутри самого растения. Во второй период происходит образование соцветий и цветков – органов, обеспечивающих процесс оплодотворения. Третий период характеризуется формированием плодов и семян. Он является одновременно периодом старения материнского растения и началом онтогенеза нового поколения, возникающего в результате оплодотворения. Все три периода взаимосвязаны и взаимно обуславливают друг друга.

Все растения в своем жизненном цикле претерпевают ряд морфологических, анатомических, физиологических и биохимических изменений. Любое растение в определенный момент своего развития может быть охарактеризовано календарным возрастом или возрастным состоянием. При этом под календарным возрастом понимается отрезок времени с момента возникнове-

ния особи до момента проведения наблюдений. Возрастное состояние характеризуется совокупностью возрастных признаков, описывающих степень онтогенетического развития особи.

Наиболее распространенной и простой в применении является классификация возрастных состояний, предложенная Т.А. Работновым (1950) и в дальнейшем дополненная его коллегами и учениками [4, 5]. Согласно этой классификации, растения гороха в течение всего жизненного цикла проходят 4 периода: латентный, виргинильный, генеративный и постгенеративный.

В ходе онтогенеза любого растительного организма одновременно протекают возрастные и органообразовательные процессы. Определенное возрастное состояние растительного организма находит свое непосредственное отражение в формировании соответствующих возрасту организма тех или иных органов. В процессе роста и развития растений гороха выделены и детально описаны 12 этапов органогенеза [6, 7].

Однако в литературе не обнаружено данных по изучению взаимосвязи морфогенетических признаков с этапами онтогенеза и фазами развития растений гороха, на основании которых можно будет целенаправленно проводить скрещивания и создавать новые высокопродуктивные сорта, адаптированные к определенным условиям возделывания.

В связи с этим цель наших исследований была направлена на определение основных отличительных особенностей возрастных периодов онтогенеза растений гороха в условиях ЦЧР и их связи с органообразовательными процессами.

Материалы и методы

В качестве исходного материала использовались сорта и селекционный материал лаборатории селекции зернобобовых культур ВНИИСС.

Полевые исследования проводились в условиях лесостепной зоны Воронежской области, Рамонского района на выщелоченном черноземе в севообороте «Э» ВНИИСС.

Повторность каждого опыта 2-х - 3-х кратная. Определение фертильности пыльцевых зерен производили путем окрашивания препаратов в 1 % растворе кармина по методике В.Н. Юрцевой и В.А. Пухальского [8]. Цитологические препараты при изучении возрастных состояний гороха просматривались и фотографировались на микроскопе МБИ – 15 и Ienaval, окуляр 8-10^x, объектив-12,5^x, 25^x, 40^x.

Результаты

В результате изучения процессов морфогенеза и видимых морфологических изменений у растений гороха в онтогенезе нами была определена взаимосвязь этапов органогенеза и возрастных состояний растений гороха в условиях Воронежской области (табл.1).

Латентный период связан с покоем семян, который у гороха продолжается до 15 лет. Семена гороха крупные, диаметром 3,5-7,0 мм, масса 1000 зерен колеблется в пределах 150 и более 250 г. Семя состоит из зародыша, семенной кожуры и рубчика. Зародыш занимает всю полость семени и состоит из зародышевого корешка, подсемядольного колена (гипокотилия), ростовой почки и двух семядолей, в которых сосредоточены запасные питательные вещества, необходимые для начального роста зародыша.

Семена имеют различную форму (округлые, угловато-округлые, овально-удлиненные, шаровидные, сдавленные) в зависимости от сорта, поверхность семян (гладкая, со вдавлениями, морщинистая, прерывисто-морщинистая), окраску семенной кожуры (зеленую, желтую, розовую, оранжевую и различные сочетания и оттенки) и цвет рубчика (желто-белый, бурый, черный). Сорта и линии, изучаемые нами, имели окраску семени светло-желтую, желто-розовую,

желтую и розовую, овальную форму, гладкую поверхность. В покоящемся состоянии семена гороха могут находиться достаточно долго, однако после 8-12 лет происходит значительное изменение белков и теряется всхожесть.

Таблица 1

Взаимосвязь возрастных состояний с фазами развития растений и этапами органогенеза у гороха посевного (*Pisum sativum* L.)

| Возрастной период | Возрастное состояние | Фазы развития растений | | Этап органогенеза |
|-------------------------------------|------------------------|------------------------------|-------------------------|-------------------|
| | | название | продолжительность, дней | |
| Латентный | Семена | Покоящееся семя | До 15 лет | - |
| Прегенеративный | Проросток | Всходы | 10-14 | I |
| | Ювенильное, имматурное | Первый настоящий лист | 1-8 | II |
| | Виргинильное | Стеблевание, ветвление | 12-16 | II, III |
| Генеративный | Раннее генеративное | Бутонизация в закрытой почке | 7-12 | IV, V |
| | | Зеленый бутон | | VI, VII |
| | Зрелое | Бутонизация видимая | 2-6 | VIII |
| | Позднее генеративное | Цветение | 4-7 | IX |
| | | Формирование бобов | 12-15 | X |
| | | Налив семян | 12-15 | XI |
| | | Созревание семян | 5-10 | XII |
| Постгенеративный | Сенильное | Отмирание растений | - | - |
| Продолжительность периода вегетации | | | 65-85 | |

Прегенеративный период продолжается около 40 дней, соответствует I-II этапам органогенеза и включает следующие возрастные состояния растений гороха: проросток, ювенильное, имматурное, виргинильное.

Состояние **проростка** начинается с прорастания семени, что соответствует I этапу органогенеза, когда в основном происходит внутрипочечное развитие побега. Фаза всходов продолжается в среднем 10-14 дней. На стеблевой части проростка достаточно хорошо выражены зародышевые листья, узлы и междоузлия (рис. 1).

Прорастание семени гороха происходит под землей, т.к. гипокотиль недоразвит. При прорастании семядоли остаются в почве, первым начинает расти зародышевый корень, что связано с более быстрым поглощением воды и высокой концентрацией физиологически активных веществ.



Рис.1. Внешний вид проростка гороха

В верхушечной меристеме конуса нарастания проростка выделяется апекс с примордиальными листьями (рис. 2).



Рис. 2. Конус нарастания в фазу проростка

Все основные физиологические функции на данном этапе развития выполняются зародышевыми органами, растению свойствен гетеротрофный способ питания.

Ювенильное возрастное состояние соответствует II этапу органогенеза и характеризуется появлением всходов над поверхностью почвы на 3-14 день после посева. Он сопровождается дифференциацией конуса нарастания, по величине и форме который мало чем отличается от конуса на I этапе, но у его основания начинают интенсивно формироваться настоящие стеблевые листья и междоузлия стебля (рис.3).



Рис. 3. Верхушечная почка побега на II этапе органогенеза

После первичного морфогенетического преобразования начинает расти эпикотиль, вынося на поверхность почвы первые парные недоразвитые листья, расположенные под корневой шейкой. Наблюдается появление всходов.

Растения переходят к смешанному питанию (гетеротрофному и автотрофному), рост их идет за счет использования запасных веществ семядолей, ассимилятов листьев и корневого питания.

У растений гороха верхушечный конус нарастания главного побега и затем боковых побегов в течение почти всего онтогенеза остается на II этапе органогенеза. Такой конус нарастания называется открытым, а растения характеризуются индетерминантным типом роста стебля. Вегетативные органы у него формируются на протяжении всего периода вегетации, несколько за-

медлясь к началу плодообразования. В следствие, этого границы этапов в этом периоде проявляются не совсем четко.

На данном этапе органогенеза начинают расти вегетативные побеги, и от его продолжительности в значительной степени зависит переход к генеративному развитию растения.

Настоящие листья у гороха парноперистые, с 2-3 парами эллиптических листочков. Усатые формы имеют непарное число усиков (от 3 до 7). Прилистники по краям зазубренные, зеленые, несколько крупнее листочков. На главном корне появляются боковые.

Имматурное возрастное состояние продолжается на II этапе органогенеза и начинается с образования у основания верхушечного конуса нарастания в пазухах примордиальных листьев боковых вегетативных почек и последовательный их рост (рис. 4).



Рис.4. Формирование конусов нарастания осей 2-го порядка

Продолжительность периода составляет около 8 дней. На растении формируются до 4-6 междоузлий.

Виргинильное возрастное состояние соответствует завершению II этапа органогенеза и наступает у растений гороха с момента активного роста наземной и корневой части, которое отмечается в среднем на 12-16 день после появления всходов.

Поскольку сорт гороха селекции ВНИИСС Рамонский-77 характеризуется индетерминантным типом роста стебля, вегетативные органы формируются у него на протяжении всего периода вегетации, несколько замедляясь к началу плодообразования. Детерминантный сорт АМЗК-99 отличается некоторым замедлением ростовых процессов к концу фазы цветения, что вызывает быстрое прохождение периодов цветения, образования и созревания семян. Фаза ветвления у гороха продолжается в среднем 12-16 дней. В этот период растения имеют высоту от 15 до 25 см. К концу фазы растения уже имеют 4 - 5 настоящих листьев. Стебель растений прямостоячий, простой, лежащий. Взрослое растение гороха в виргинильном возрастном состоянии достигает высоты 50-70 см, имеет 10-14 сложных листьев с 2-3-4 парами яйцевидных, светло-зеленых листочков, прилистники средние, полусердцевидные, цельнокрайние, усики на конце листа. Весь прегенеративный период продолжается около 25-30 дней. Так у растений гороха формируется вегетативная сфера.

Главный корень ветвится до корней 3-го порядка и проникает на глубину до 10-15 см. Сначала на центральном (а), а через 2-3 дня на боковых (б) корнях формируются небольшие клубеньки бледно-розового цвета с азотфиксирующими бактериями (рис. 5).



Рис. 5. Формирование клубеньков на главном (А) и боковых (Б) корнях

Клубеньковые бактерии *Rhizobium leguminosarum* Baldwin et Fred находятся с растением гороха в тесном симбиозе, используя углеводы растения в качестве источника углерода для построения органических веществ в клетке и энергии для своей жизнедеятельности, в том числе и для процесса фиксации азота атмосферы. В свою очередь клубеньковые бактерии выделяют часть синтезированных ими азотистых веществ в клетки клубенька и тем самым создают условия для усиленного синтеза азотистых веществ протоплазмы.

За период вегетации гороха в почве накапливается до 100 кг азота, что соответствует 12-16 т навоза. Примерно 75 % азота, фиксированного из воздуха бактериями, используется растением гороха, а 25 % остается в клубеньках. В отдельных случаях в растение может переходить до 90 % азота [9].

Следует отметить, что в конце виргинильного возрастного состояния конус нарастания верхушечной почки увеличивается в размерах и наблюдается закладка меристематических бугорков оси будущего соцветия, что соответствует III этапу органогенеза.

Генеративный период включает в себя три возрастных состояния – раннее генеративное, зрелое и позднее генеративное, в течение которых происходит формирование соцветий, образование цветков, оплодотворение, формирование и созревание семян и длится 30-55 дней.

Раннее генеративное состояние начинается с IV этапа органогенеза, когда наблюдается формирование соцветий. Отличительной особенностью IV этапа органогенеза гороха является формирование генеративной сферы растений. У основания верхушечного конуса нарастания в пазухах листовых зачатков формируются конусы нарастания осей второго порядка, которые быстро растут и образуют цветковые бугорки (рис.6).



Рис.6. Конус нарастания на IV этапе органогенеза (А),
Формирование цветковых бугорков (Б)

Флоральные меристемы (зачаточные цветки) закладываются путем своеобразного почкования. Лист при этом остается еще мало дифференцированным. Процесс дифференциации генеративной сферы на IV этапе органогенеза проходит в закрытой почке.

В этот период цветковые бугорки превращаются в цветки, что определяет начало V этапа органогенеза. По состоянию роста отдельных органов цветка и дифференциации цветковых бугорков V этап делится на 3 подэтапа: V₀ – заложение чашелистиков, когда средняя часть бугорка

остается еще гладкой, недифференцированной (рис. 7 А). На подэтапе V₁ происходит заложение и рост тычинок, пестика, лепестков (рис. 7 Б).



А



Б

Рис.7. Заложение элементов цветка – пестика (А), тычинок (Б)

Зачаточные тычинки формируются из меристематических бугорков, располагающихся по пять во внешнем и внутреннем кругах. В середине в виде открытого, еще не сросшегося плодолистика формируется гиницей. На данном этапе цветок еще открыт (рис. 8).



Рис. 8. Рост пестика и тычинок в открытом бутоне

На V₂ подэтапе цветок полностью закрыт чашелистиками (но несросшимися) и представлен в виде зеленого бутона, скрытого в листьях ростовой почки (рис. 9).



Рис. 9. Внешний вид разновозрастных бутонов в ростовой почке: открытые и зеленый бутоны (увеличение 8x12,5)

Внутри бутона сформированы тычинки и пестик (рис. 10). Начинают расти лепестки.



Рис. 10. Формирующиеся тычинки и пестик в зеленом бутоне на этапе V₂

VI этап органогенеза характеризуется прохождением микро- и мега-спорогенеза. Внешне бутоны не изменяются, однако внутри происходит дифференциация лепестков, удлинение тычиночных нитей первого круга и пестика. Тычинок всего 10, но 9 срастаются в трубку, а одна остается свободной. Пестик состоит из одного плодолистика.

На VI и VII этапах органогенеза верхушечная почка становится более рыхлой, т.к. прилистники начинают разворачиваться быстрее, чем листья.

На VII этапе происходит формирование мужского и женского гаметофита. Этап легко определяется по состоянию пыльцы (образуются двухклеточные пыльцевые зерна) (рис. 11).

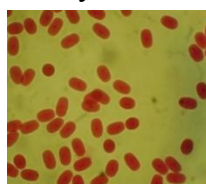


Рис. 11. Формирование пыльцевых зерен на VII этапе (увеличение 10x40)

В это время усиленно растут все органы цветка: длина тычиночных нитей превышает длину пыльников, тычиночная трубка наполовину закрывает завязь, пестик изгибается, на рыльце появляются волоски, растут лепестки (рис. 12). К концу данного этапа сначала зеленые, а потом белые лепестки выступают за края чашечки.

В узле плодоношения одновременно могут находиться зеленые и белые бутоны (рис. 13).

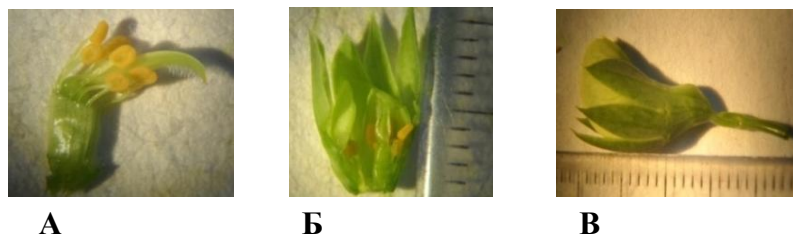


Рис. 12. Развитие тычинок и пестика (А), бутона (Б, В) на VII этапе органогенеза



Рис. 13. Внешний вид узла плодоношения на VII этапе

Зрелое возрастное состояние совпадает с VIII этапом органогенеза и соответствует фазе видимой бутонизации (рис.14), которая длится 2-6 дней. К этому времени венчик выступает за края чашечки больше чем наполовину. Лепестки окрашены и полностью сформированы. Цветок гороха пятичленистый, лепестки состоят из паруса, весел и лодочки.



Рис. 14. Белый бутон (фаза видимой бутонизации)

В конце VIII этапа пыльники лопаются и происходит самоопыление. Тычиночная трубка полностью закрывает завязь, пестик при этом изогнут (завязь со столбиком образуют прямой угол) (рис. 15).



Рис. 15. Изогнутые пестик и тычиночные нити, пыльца на рыльце

Опыление наступает за 24-36 часов до распускания цветка, от опыления до оплодотворения проходит 4-12 часов.

Позднее генеративное состояние соответствует IX- XII этапам органогенеза и характеризуется формированием и созреванием плодов и семян. IX этап органогенеза - фаза цветения растений гороха (4-7 дней). Поскольку опыление происходит в закрытом бутоне в конце фазы видимой бутонизации, то в фазу цветения тычинки и столбик с рыльцем уже увядают. Завязь начинает усиленно расти. Сам процесс цветения сводится лишь к раскрытию цветка.

Для X этапа органогенеза характерен рост створок боба в длину и формирование зародыша семени. Развитие створок боба длится около 12-15 суток после опыления, в зависимости от сорта и, особенно, условий вегетации.

На XI этапе активно растут семена за счет отложения запасных веществ в семядолях, происходит дифференциация зародыша. Семена достигают фазы молочной спелости, стенки плода (боба) становятся тонкими и менее сочными (рис. 16).



Рис. 16. Развитие боба и семян на 3,5,8,12 день после опыления – X-XI этапы органогенеза

Формы боба очень разнообразны. Различают боб прямой, слабоизогнутый, изогнутый, саблевидный, серповидный. Окраска незрелого боба может быть желтой, разных оттенков зеленого цвета, фиолетовой. Продолжительность периода составляет около 12-15 дней.

Период созревания семян (XII этап органогенеза) связан с созреванием плодов и семян (продолжительность его в среднем около 5-10 дней). Происходит отток веществ в семядоли из всех органов растения. Наблюдается побурение створок боба, за счет подсыхания семени уменьшаются в размерах (рис. 17).

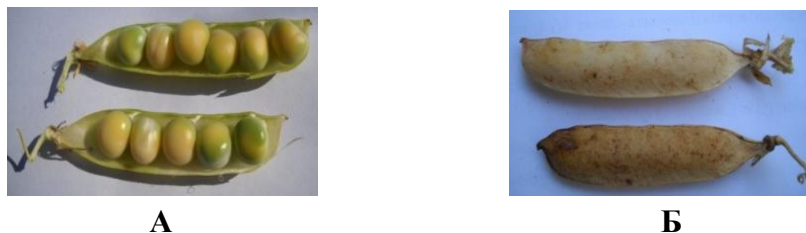


Рис. 17. Семена восковой спелости (А), полная зрелость бобов (Б)

Число семян в бобе варьирует от 3 до 12. Крупность семян – сортовой признак и подвержен также колебаниям. Диаметр семян изменяется в пределах 3,5-10,5 мм, вес 1000 семян – менее 150 г - более 250 г.

Постгенеративный период наступает у гороха в конце вегетации и характеризуется побурением, усыханием листьев и стеблей и приводит к **сенильному состоянию** растений. Растения отмирают. Период вегетации гороха в условиях Воронежской области колеблется в пределах 65-85 дней.

Выводы

Таким образом, органообразовательные процессы в период онтогенеза *Pisum sativum* L. тесно взаимосвязаны и последовательно следуют друг за другом, зависят от возрастных состояний и фаз развития растения. Характер прохождения этапов органогенеза определяет свойства будущего организма. Выявление отличительных особенностей онтогенетического развития растений гороха даёт возможность использовать морфогенетическую оценку при разработке методов и режимов культивирования различных видов эксплантов в условиях *in vitro*, направленных на создание нового исходного материала. Для проведения биотехнологических исследований на горохе необходимо учитывать морфологическое состояние растений.

Литература

1. Вашенко Т.Г. Биологические основы и научно-методические принципы селекции суданской травы и сои в лесостепи ЦЧР России. Автореф. дис... доктора с.-х. наук. – Воронеж, 2004. – 47 с.
2. Гупало П.И., Скрипчинский В.В. Физиология индивидуального развития растений // М.: «Колос», 1971. – 224 с.
3. Ржанова Е.И., Ахундова В.А. Экспериментальный морфогенез // Сборник МГУ, 1963.
4. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних растений в луговых ценнозах // М. – Л.: АН СССР - Геоботаника. – 1950. – Т. IV. – 125 с.
5. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Торопова Н.А., Фаликов Л.Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений разных биоформ // Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. – М.: Наука, 1976. – С. 14-44.
6. Макашева Р.Х. Горох // Л.: «Колос», 1973. – 312 с.
7. Куперман Ф. М. Морфофизиология растений // М. – 1984. – 240 с.
8. Юрцева В.Н., Пухальский В.А. Методическое руководство к лабораторно-практическим занятиям по цитологической и эмбриологической микротехнике. // М.: ТСХА, 1968. – 113 с.
9. Федотов В.А., Коломейченко В.В., Корнев Г.В. Растениеводство Центрально-Черноземного региона // Воронеж, 1998. – 464 с.

AGE CHANGES OF PEA PLANTS DURING ONTOGENESIS

M. Sashchenko

Department of Genetics and Biotechnology GNU VNISS RAAS

O. Podvigin

State Research Institute of sugar beet named AL Mazlumov RAAS

Abstract: *The age periods of pea life cycle have been determined, and their correlation with organogenesis stages and development phases of plants has been revealed. It has been shown that, in indeterminate pea forms, virginil age state keeps on during the whole ontogenesis, and high moisture content and optimal temperature promote forming a greater amount of reproductive nodes and beans. Determinant type is characterized by quick passing periods of flowering, fruit formation and seed maturing. The given investigations extend theoretical knowledge of pea ontogenesis nature.*

Keywords: pea plants, age conditions, phases and stages of development.

УДК 631.527:635.656

НОВЫЙ СОРТ ЗЕРНОВОГО ГОРОХА ПАМЯТИ ХАНГИЛЬДИНА

Ф.А. ДАВЛЕТОВ, доктор сельскохозяйственных наук

К.П. ГАЙНУЛЛИНА, А.Р. АШИЕВ, аспиранты

ГНУ Башкирский НИИ сельского хозяйства, bagri@ufanet.ru

В статье представлена технология создания нового усатого сорта гороха с полукарликовым типом стебля и неосыпающимися семенами Памяти Хангильдина. Сорт является высокопродуктивным, засухоустойчивым, раннеспелым, устойчивым к полеганию.

Ключевые слова: горох, селекция, сорт, линия, продуктивность, засухоустойчивость, устойчивость к полеганию, сортоиспытание.

Введение

Горох – основная зернобобовая культура в нашей стране. По данным FAOSTAT за 2012 г. Российская Федерация занимает второе место в мире по посевным площадям зернового гороха – 1160,2 тыс. га при средней урожайности 1,43 т/га [1]. Доля гороха в посевах зернобобовых культур достигает 80% и более.