

НЕКОТОРЫЕ ЭТАПЫ РЕПРОДУКТИВНОГО РАЗВИТИЯ *VICIA FABAL*.

Ю.Н. Куркина

Белгородский
государственный
университет
Россия, 308015, г. Белгород,
ул. Победы, 85

e-mail: kurkina@bsu.edu.ru

Изложены данные изучения формирования и развития цветка, плода и семени бобов. Впервые описаны стадии развития цветка бобов. Раскрыты причины растрескиваемости плодов некоторых образцов бобов.

Ключевые слова: бобы, репродуктивное развитие, цветок, боб, семя, *Vicia faba* L., *Faba bona* Medic.

У *V. faba* известные отечественные учёные изучали отдельные этапы органогенеза [1-3], по которым существуют некоторые разночтения. Так, по данным Ф.М. Куперман (1962) образование тетрад в пыльниках бобов происходит в конце V этапа, тогда как В.А. Ахундова (1971) относит этот процесс к VI этапу, что подтверждают наши исследования. Кроме того, в условиях лесостепи ЦЧР вопросы бобов вообще не рассматривались.

Материал и методы

Критерием определения границ каждого этапа органогенеза явились, прежде всего, чётко проявляющиеся морфологические изменения в конусах нарастания побегов [4]. Начиная с набухания семян, периодически с опытных делянок отбирали пробы сравнимых форм по 10-20 растений.

Биологию цветения и опыления изучали по методике А.Н. Пономарева [5]. Для изучения развития мужской и женской генеративной сфер фиксировали бутоны 1-4 стадий развития и цветки 5-9 стадий. Изучали и фотографировали стадии формирования цветка при помощи портативного цифрового микроскопа Expert.

Сравнительное изучение плодов 11-ти образцов бобов, разного эколого-географического происхождения, различающиеся по продуктивности семян, проводили в фазе молочно-восковой и полной спелости семян.

Результаты и их обсуждение

Цветки бобов собраны в полителические (*polytelica*), обоеполые соцветия (*hermaphrodita*), простые (*simplex*) с удлинённой осью. Тип соцветия – кисть (*racemus*) – многоцветковая (*multiflorus*), очередная (*geminatus, oppositiflorus*), прямая (*rectus*), по форме – коническая (*conicus*). Зацветание акропетальное (*efflorescentia acropetalis*).

Характерными особенностями обоеполого цветка бобов являются циклическое расположение элементов и билатеральная симметрия (зигоморфия). Околоцветник двойной, то есть, дифференцирован на чашечку и венчик. Длина цветка в зависимости от сорта варьирует от 2 до 3 см. Чашечка трубчатая, длиной 6-8 мм, из 5 сросшихся неравных по длине чашелистиков (два задних длиннее), опушённая одноклеточными волосками и желёзками (рис. 1). Чашечка не опадает до полного созревания плода.

Венчик мотылькового типа, состоит из 5 лепестков разного экологического назначения. Флаг (парус) длиной более 20 мм, белый или с фиолетовыми или лиловыми прожилками, округлый с длинным ноготком и выемкой на вершине. Флаг считается задним лепестком и служит, вероятно, для привлечения насекомых. У всех сортов, кроме белоцветковых, крылья, (вёсла) удлинённые, имеют чёрные пятна и служат «плацдармом» для посадки насекомых. Лодочка состоит из 2 сросшихся лепестков и скрывает в себе генеративный аппарат цветка, она защищает пыльцу от «нежелательных» опылителей.

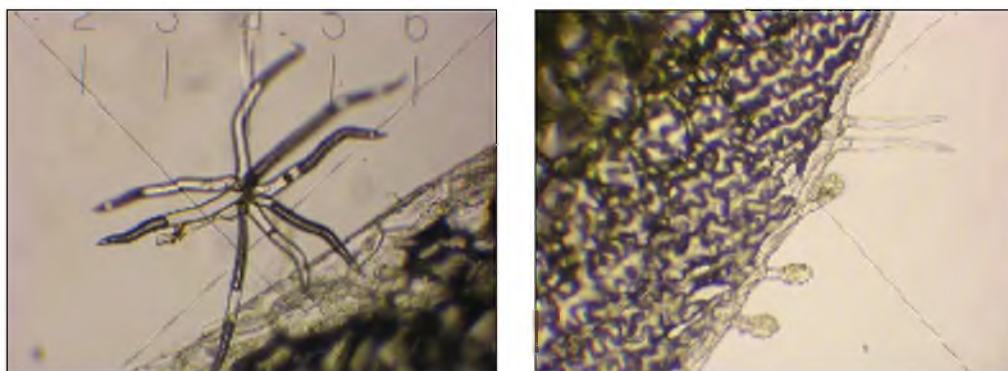


Рис. 1. Трихомы эпидермы чашелистиков *Vicia faba*. Сорт Нана (Чили).
Световая микроскопия. Увел. 10×20

Андроцей представлен 10-ю тычинками, 9 из которых срастаются нитями в трубку вокруг пестика (рис. 2, А), а 10-я (задняя) остаётся свободной. Пыльники бобов располагаются на тычиночной трубке на коротких нитях (рис. 2, В). Четырёхгнёздные пыльники (рис. 2, В), раскрываются продольными трещинами,

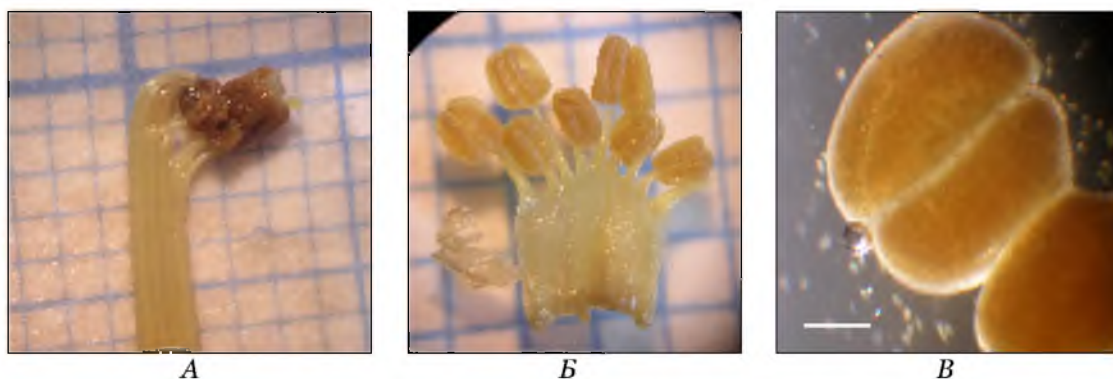


Рис. 2. Андроцей *Vicia faba*: А – тычиночная трубка вокруг пестика (увел. ×10);
Б – девять сросшихся нитями тычинок (увел. ×10); В – зрелый пыльник,
увел. 8×7 (масштабная линейка 250 мкм). Сорт Русские чёрные

Пыльцевые зёрна *V. faba* одиночные, трёхпоровые, моносифоничные, 2-клеточные (рис. 3), размером, в среднем, 50×30 мкм.

В пыльцевых зёрнах всех изучаемых сортообразцов бобов гистохимические реакции подтвердили наличие крахмала и жиров. Фертильность пыльцы всех образцов была высокая (96,3 %).

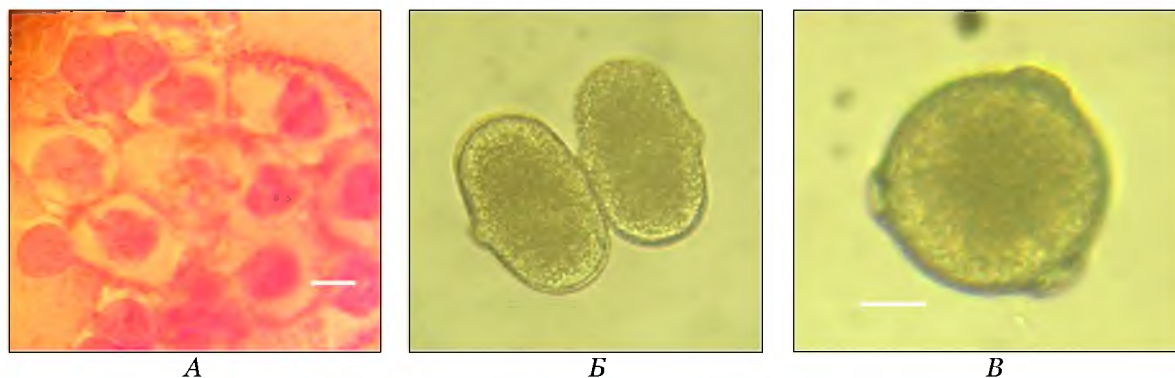


Рис. 3. Мужской гаметофит *Vicia faba*: А – тетрады микроспор (препарат окрашен ацетокармином); Б, В – зрелые пыльцевые зёрна (вид сбоку и сверху). Сорт Тулунские (Россия).
Увел. 20×15 (масштабная линейка 15 мкм)

В центре тычиночной трубки находится пестик с одногнёздной завязью. Столбик пестика согнут почти под прямым углом к завязи, под округлым рыльцем опушён (рис. 4), имеет так называемую «щёточку», которая при отгибании лепестков «выметает» пыльцу и наносит её на тело насекомого.



Рис. 4. Гинецей *Vicia faba*: изогнутый пестик (слева) и рыльце с опушением (справа).
Сорт Фелисса (Германия). Увел. $\times 10$ и $\times 30$



Одногнёздная завязь бобов состоит из одного плодolistика, по брюшному шву которого закладываются по 3-4 семязачатка. В процессе формирования семязачатки изгибаются по направлению к основанию завязи, принимая кампилотропное положение (рис. 5). С искривлением семязачатка связан и изгиб зародышевого мешка, который сильно развивается и идёт почти под прямым углом к длинной оси семязачатка.

Рис. 5. Кампилотропный семязачаток *Vicia faba* формы Афганские (Афганистан). Увел. 8×10 (масштабная линейка 100 мкм)

Семязачатки всех исследованных образцов бобов как до оплодотворения (в бутоне), так и при многоклеточном зародыше были окрашены в зеленоватый цвет, из-за наличия хлорофилла в клетках интегумента. Крахмал у большинства образцов к моменту оплодотворения оставался лишь в клетках внутреннего интегумента.

Данные по всем изученным коллекционным образцам не противоречат исследованиям М.Д. Иоффе [6].






В развитии цветка от зелёного бутона до увядания следует выделять 8 стадий, описанных в таблице 1. При гибридизации, основываясь на данных таблицы 1, можно быстро и правильно подбирать цветки. Так, готовым к опылению является цветок на шестой стадии развития (конец восьмого этапа органогенеза): лодочка начинает выступать из паруса (цветок щелевидно раскрыт), пыльцевые зёрна зрелые, рыльце покрыто липким секретом.

Для бобов характерно опадение части бутонов, цветков и завязавшихся плодов, т.е. потеря продуктивности происходит на всех этапах развития растений. По нашим данным, больше 60% опавших бутонов имели 100 % стерильных семязачатков, а в опавших цветках их обнаружено до 80 %.

Исследования опавших цветков показало, что среди стерильных семязачатков (с недоразвитыми зародышевыми мешками, с тёмными клетками в халазальной, а иногда и в микропиллярной частях), иногда некоторые оставались нормальными. Известно, что к дегенерации семяпочки приводит ряд аномалий развития зародышевого мешка. Так, возможны: сильная деформация синергид, присутствие антипод в зрелом зародышевом мешке, прекращение развития зародышевого мешка на уровне 4-ядерного зародыша, дегенерация цитоплазмы в зрелом зародышевом мешке, наличие двух дегенерирующих зародышевых мешков в одном семязачатке, двух яйцевых аппаратов в одном зародышевом мешке. Отмечена даже дегенерация 2-х и 4-клеточного проэмбрио при отсутствии эндосперма [7].

Таблица 1

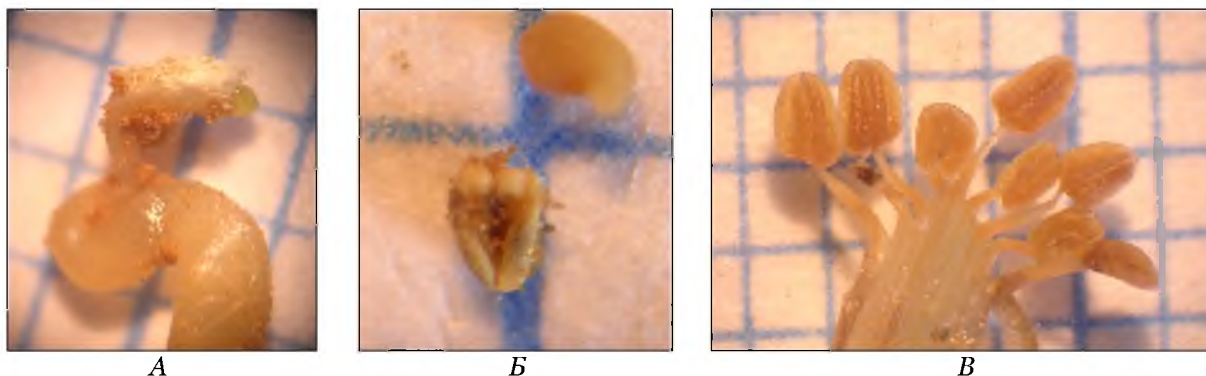
Характеристика стадий развития цветка *Vicia faba*.

№ стадии	Этап органо-генеза	Описание стадии	Морфологические признаки стадии
1	2	3	4
Бутонизация			
1	VI	Зелёный бутон. Чашечка намного длиннее венчика. Пестик прямой. Тычинки расположены в 2 ряда, пыльники зеленоватого оттенка	
2	VII	Зелёный бутон. Длина бутона 7-9 мм. Чашечка полностью прикрывает примерно равный ей по высоте венчик. Рыльце пестика немного выше тычиночной колонки, недоразвитое. Столбик пестика немного наклоняется. Пыльники жёлтые	
3	VIII	Зелёный бутон. Чашечка и венчик на одном уровне. Пыльники жёлтые, плотно прижаты к пестику	
4	VIII	Венчик выше чашелистиков примерно на 1/3 их длины. От предыдущей стадии отличается только увеличенными размерами	
5	VIII	Длина бутона 15-16 мм. Венчик выше чашелистиков на их длину. Пыльники коричневые, рыльце бледное	

1	2	3	4
5	VIII	<p>Длина бутона 15-16 мм. Венчик выше чашелистиков на их длину. Пыльники коричневые, рыльце бледное</p>	
6	VIII	<p>Длина цветка 27-29 мм. Лодочка начинает выступать из паруса. Цветок щелевидно раскрыт. На рыльце обнаруживается слизистый секрет. Пыльцевые зёрна зрелые и легко высыпаются из пыльцевых мешков. Цветок готов к опылению. Возможно самоопыление (в зависимости от сорта)</p>	
Цветение			
7	IX	<p>Длина цветка 28-30 мм. Лодочка и вёсла полностью отделились от паруса. На рыльце пестика хорошо заметны сосочки. Пыльники тёмные (сморщенные у опылённых цветков)</p>	
8	X	<p>Венчик увядает, а завязь, покрытая прижатыми волосками, быстро разрастается</p>	

Кроме перечисленных, возможны другие эмбриологические аномалии, характеризующие стерильность семязачатков: отсутствие зародышевого мешка при отмирании спорогенных клеток, нарушение процессов сингамии, отсутствие лизиса апикальной части эпидермиса нуцеллуса. Местоположение семяпочки в завязи обуславливает частоту их дегенерации. Уровень стерилизации семязачатков снижается от базальной семяпочки к апикальной. Базальная семяпочка отмирает в 1,5-2,0 раза чаще, чем другие, реже отмирает следующая за апикальной семяпочка [7]. Наибольшая дегенерация семяпочек происходит до оплодотворения (30 – 72 %).

В наших исследованиях отмечены изменения не только при формировании женской части цветка (у сорта Нава обнаружены деформированные пестики (рис. 6, А), а у сорта Русские чёрные аномальные семязачатки (рис. 6, Б)), но и в андроеце (не сформирован пыльник у образца № 10386 (рис. 6, В)).



А

Б

В

Рис. 6. Аномалии в развитии *Vicia faba*: А – пестика (сорт Naba (Чили), увел. $\times 30$); Б – семязачатка (сорт Русские чёрные (Россия), увел. $\times 30$); В – пыльника (образец № 10386 (Нидерланды), увел. $\times 10$)

Таким образом, установлены морфогенетические изменения, сопровождающие процессы формирования цветка.

Плод *V. faba* – мономерный (*monomerum*) боб (*legumen*) на ножке (*stipitatum*), длинный (*longum*), узкий (*angustum*), многосеменной (*polyspermum*), вскрывающийся (*dehiscens*), прямостоячий (*erectum*) или повислый (*pendulum*).

По форме плоды бывают вальковатые (*teres*), линейные (*lineare*) или изогнутые (*flexuosum*), с носиком на верхушке (*apice rostratum*) от засохшего столбика [8].

По величине плоды разделяют на мелкие – 4-6 см, средние – 7-14 см, крупные – 15-20 см.

Семя *V. faba* классифицируется как «семя боба» (*semina leguminis*) (рис. 7). Семена крупные (*magnum*), по форме, большей частью, округлые (*orbiculatum*) и уплощённые (*applanatum*). Поверхность семян гладкая (*leve*), голая (*glabrum*). Семенной рубчик большой (*magnum*), линейный (*lineare*). Семенной шов – длинный (*longa*), узкий (*angusta*).

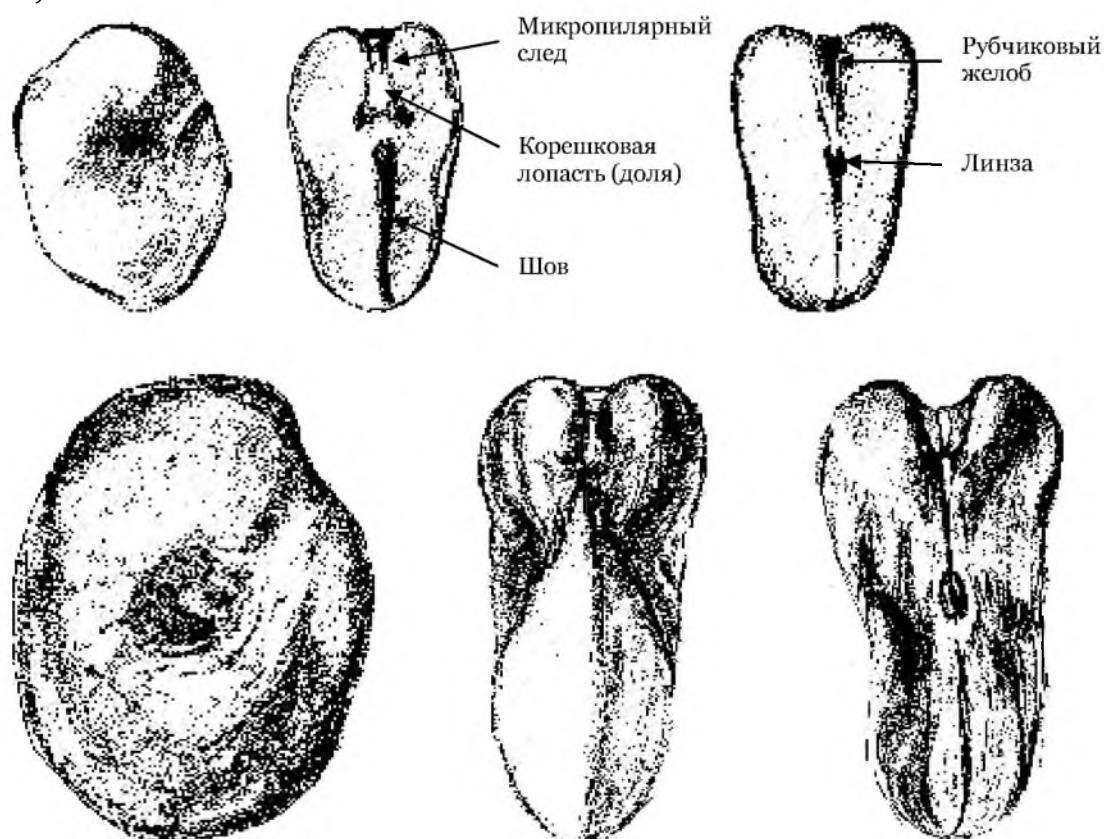


Рис. 7. Внешний вид семян бобов *Vicia faba* var. *minor* и var. *major*

Семена с развитым зародышем (*evolutus*) и содержат две сильно развитые семядоли (*cotyledones*). В период прорастания в зародыше (*embryo*) семени имеются зародышевый корешок (*radicula*), подсемядольное колено – гипокотиль (*hypocotyle*) и почечка (*plumula*), состоящая из 2-х низовых и 1–2-х настоящих, зачаточных листьев.

По данным М.Д. Иоффе [6], между опылением и первым делением зиготы проходит до 3-х суток. Наши данные не противоречат, однако период этот может несколько удлиниться (до 4 суток), видимо в зависимости от внешних факторов.

У всех исследованных образцов бобов (на большинстве микропрепаратов) зародыш с подвеском был покрыт многоядерной плазматической «плёнкой» эндосперма, которую Л.Н. Кострикова [9] назвала «эндоспермальным периплазмодиём». Известно, что питание молодого зародыша на ранних стадиях развития осуществляется через подвесок. Вероятно, после его разрушения питательные вещества поставляются зародышу именно эндоспермальным периплазмодиём.

Примерно через 2 недели после опыления начинали формироваться семядоли, которые закладывались в виде 2-х бугорков, росли и зеленели, но зародыш оставался бесцветным у всех исследуемых сортообразцов.

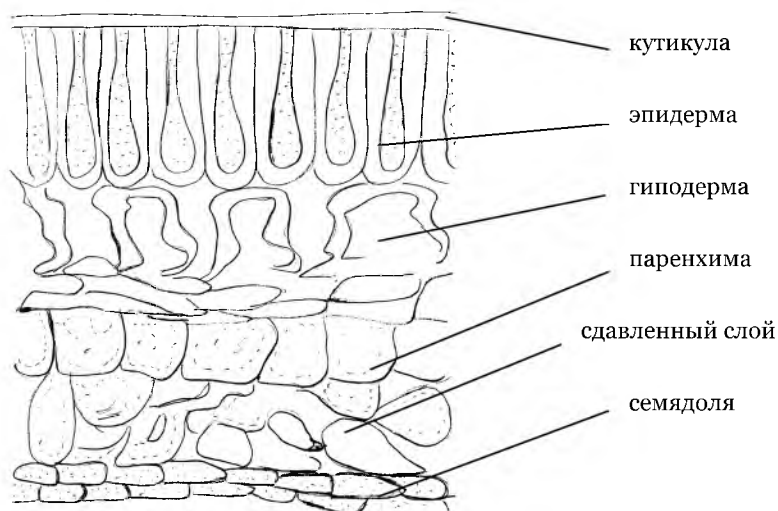
При дальнейшем развитии семени и дифференцировке зародыша эндосперм всё ещё окружал уже обособившиеся корешок, почечку и зачаточные листья. Дольше всего плёнка эндосперма сохранялась в области корешка и почечки у крупносеменных бобов.

Семядоли всех исследованных образцов в процессе формирования семени содержали больше крахмала в межсемядольной области (особенно в области почечки), чем на границе с интегументом, где крахмальных зёрен почти не было. Клетки семенной кожуры всех образцов бобов на ранних этапах также были заполнены крахмалом.

Через месяц после опыления семенная кожура молодых семян была бесцветная или зеленоватая, а на срезе имела палисадную эпидерму (характерную для бобовых). В поперечном сечении её клетки были с узкой полостью и толстыми стенками. Далее располагался слой гиподермы, образованный склереидами с сильно и неравномерно утолщёнными стенками, получившими название остеосклереид, или катушечных клеток. Затем располагались несколько слоёв рыхлой паренхимы. А к семядолям и тонкой плёнке эндосперма прилегли разрушенные клетки сдавленного слоя.

Семядоли постепенно теряли зелёную окраску. Из-за накопления в палисадном слое пигментов, семенная кожура приобретала свойственную сорту окраску.

В зрелых семенах палисадная эпидерма и гиподерма сохраняют свою форму, за ними следуют несколько слоёв паренхимных клеток, но в гиподерме и паренхиме уже нет крахмала (рис. 8). Зрелый зародыш имеет массивные желтоватые семядоли, корешок и почечку с двумя примордиальными и первыми настоящими листьями. Клетки семядолей



заполнены крахмальными зёрнами, в зародыше также отмечается наличие запасного крахмала. Как показал гистохимический анализ, в семядолях крупносеменных коллекционных форм бобов крахмала значительно больше, чем в семядолях мелкосеменных.

На X–XII этапах органогенеза происходит формирование, рост, налив и созревание семян. В начале XII этапа семена приобретают способность к прорастанию, то есть становятся жизнеспособными.

Рис. 8. Участок семенной кожуры полностью зрелого семени *Vicia faba*. Сорт Белорусские (Россия). Световая микроскопия. Увел. 7×20



Основываясь на литературных данных и собственных анатомических исследованиях, можно сделать вывод, что, несмотря на сортовые особенности, плод – боб – имеет единый план строения, который мы и излагаем, дополняя рисунками и фотографиями по конкретным образцам.

Перикарпий боба состоит из трёх слоёв – экзокарпа, мезокарпа и эндокарпа. Средняя толщина перикарпия изученных сортообразцов составила 1559.8 мкм. Экзокарп бобов представлен наружной эпидермой, состоящей из вытянутых вдоль плода клеток, неравномерных по размерам, с сильно утолщёнными наружными стенками. Средняя толщина эпидермы 30.3 мкм. Устьица овальные, крупные, аномоцитного типа. На 1 мм² эпидермы приходится в среднем 33.4 устьица. Эпидерма несёт простые двухклеточные трихомы, около 105.9 мкм длиной, состоящие из столбовидной короткой базальной и длинной остроконечной верхушечной клеток. Значительно меньшее количество на эпидерме железок, состоящих из четырёхклеточной головки и одноклеточного основания. Под эпидермой располагается ряд клеток с утолщёнными стенками – гиподерма (толщина в среднем 47.7 мкм).

Мезокарп плодов образован 8-10 рядами крупных, тонкостенных клеток. Толщина мезокарпа в среднем составляет 929.5 мкм. Клетки, прилегающие к экзокарпу, содержат хлоропласты. В мезокарпе расположены проводящие пучки, окружённые склеренхимными клетками.

Эндокарп слагается из пергаментного слоя (толщиной в среднем 80.5 мкм), состоящего из косопоперечных рядов волокон, и внутренней эпидермы. Отношение толщины пергаментного слоя к толщине створки плода составляет примерно 1:19. От мезокарпа пергаментный слой отделён 2-4 рядами мелких клеток с густым содержимым. Внутренняя эпидерма представлена тонкостенными сосочковидными клетками – губчатой тканью (рис. 9).

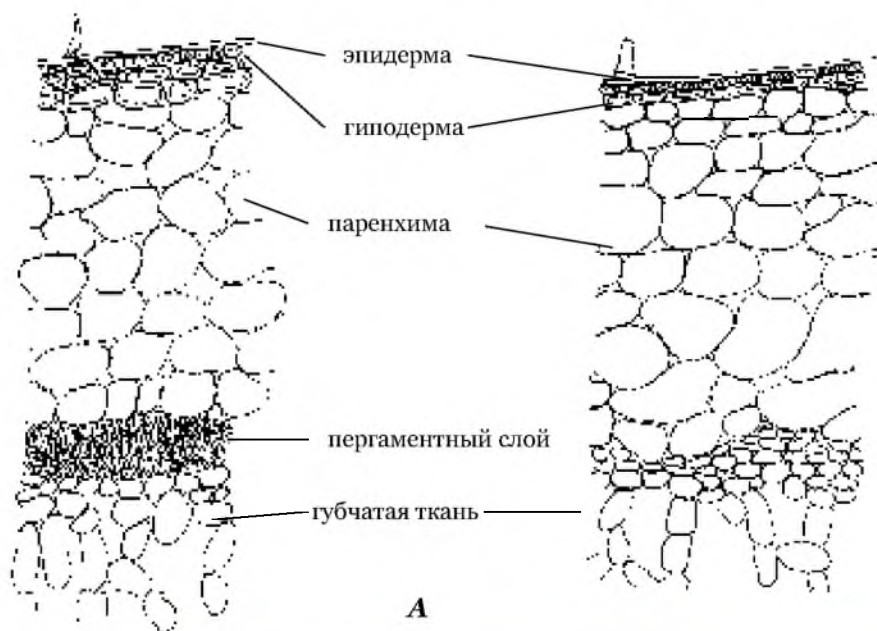
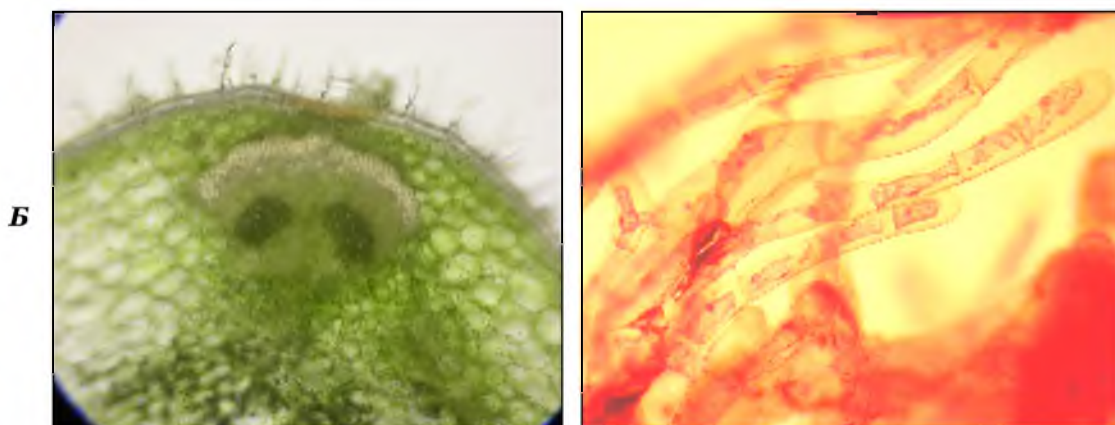


Рис. 9. Поперечный срез через створку плода *Vicia faba*: А – строение перикарпия образца К-1538 из Индии (слева) и К-1611 из Эфиопии (справа); Б – проводящий пучок в области брюшного шва (слева) внутренняя эпидерма плода – сосочковидные клетки (справа) образца К-1538 из Индии.





В спинной жилке и брюшном шве плода проходят проводящие пучки, со стороны флоремы укрепленные 4-6 рядами склеренхимы. Причём механический тяж как с брюшной, так и со спинной стороны – сплошной, тогда как пергаментный слой прерывается у основания створок.

Данные сравнительного изучения строения перикарпия бобов представлены в таблице 2. Нужно отметить, что среди образцов К-1611 из Эфиопии встречаются растения (эти данные не вошли в таблицу) с плодами, у которых полностью отсутствует пергаментный слой (рис. 8), что согласуется с материалами З.М. Архангельской [10].

Варьирование длины волосков и железок составило соответственно 93.6–151.4 мкм и 25.0–60.4 мкм. Видно, что максимальные различия между образцами отмечены по толщине мезофилла – от 198.9 до 1100.0 мкм (в 5.5 раз) и пергаментного слоя – от 69.3 до 363.0 мкм (в 5.3 раза). Границы варьирования толщины губчатого слоя составили от 185.1 до 839.2 (в 4.5 раза), эпидермы – от 11.0 до 47.0 мкм (в 4 раза), а наименьшие различия отмечены по гиподерме – от 52.0 до 138.1 (в 2.7 раза).

Таблица 2

Количественная характеристика перикарпия разных образцов бобов (2004-2006 гг.)

Название образца	Длина волоска, мкм	Число* волосков, шт.	Длина железки, мкм	Число железок, шт.	Толщина эпидермы, мкм	Толщина гиподермы, мкм	Толщина мезофилла, мкм	Пергаментный слой, мкм	Губчатая ткань, мкм	Пергаментный слой/ перикарпий, %
КИУ-82 (Украина)	145.1	7	48.2	2	42.1	138.1	315.2	110.1	420.9	10
Афганские (Афганистан)	120.1	11	41.9	2	11.0	87.0	689.1	161.2	839.2	9
Нава (Чили)	132.8	4	25.2	12	47.0	118.2	706.3	363.0	817.0	17
Русские чёрные	126.8	5	52.9	6	18.1	52.0	453.9	196.1	360.4	18
Зборовицкий (Чехия)	151.4	6	60.4	2	11.0	77.3	920.0	244.3	228.0	16
К-1538 (Индия)	93.6	4	48.3	2	29.3	74.1	689.1	233.1	613.3	14
К-1559 (Индия)	112.9	3	25.0	3	12.1	72.3	694.4	227.3	335.0	16
К-1611 (Эфиопия)	136.0	13	52.2	6	41.2	112.9	612.9	73.0	479.1	5
Ukko (Финляндия)	133.0	5	25.0	4	12.9	92.0	860.1	218.3	377.2	13
К-2195 (Болгария)	124.0	7	52.4	1	38.4	45.1	1100	183.9	515.9	9
Britz (Канада)	112.9	14	21.8	8	78.2	91.0	474.3	137.1	756.2	8
НСР _{0,5}	14.5	3.4	12.6	3.0	18.7	24.8	198.9	69.3	185.1	-

Факторный анализ совокупности количественных характеристик перикарпия по исследуемым образцам бобов выделил два фактора (по наибольшим факторным нагрузкам): толщину эпидермы и толщину пергаментного слоя (рис. 10). На рисунке видно, что пергаментный слой занимает особое положение в системе координат, поэтому может применяться как систематический признак. Известно, что наличие пергаментного слоя в створках плодов бобовых культур способствует их растрескиванию.

По данным Р.Б. Деминой и М.В. Петровой, чем выше отношение толщины пергаментного слоя к толщине створок плода, тем сильнее растрескиваются плоды [11]. По данному признаку, наилучшими являются К-1611 из Эфиопии, К-2195 из Болгарии, Britz из Канады и Афганские, с наименьшим соотношением «пергаментный слой : перикарпий».

Из Эфиопских образцов, путём многократного отбора, нами были выделены формы, плоды которых полностью лишены пергаментного слоя. При отборе неосыпающихся растений бобов исключить случайности в работе позволят данные анатомического строения перикарпия.

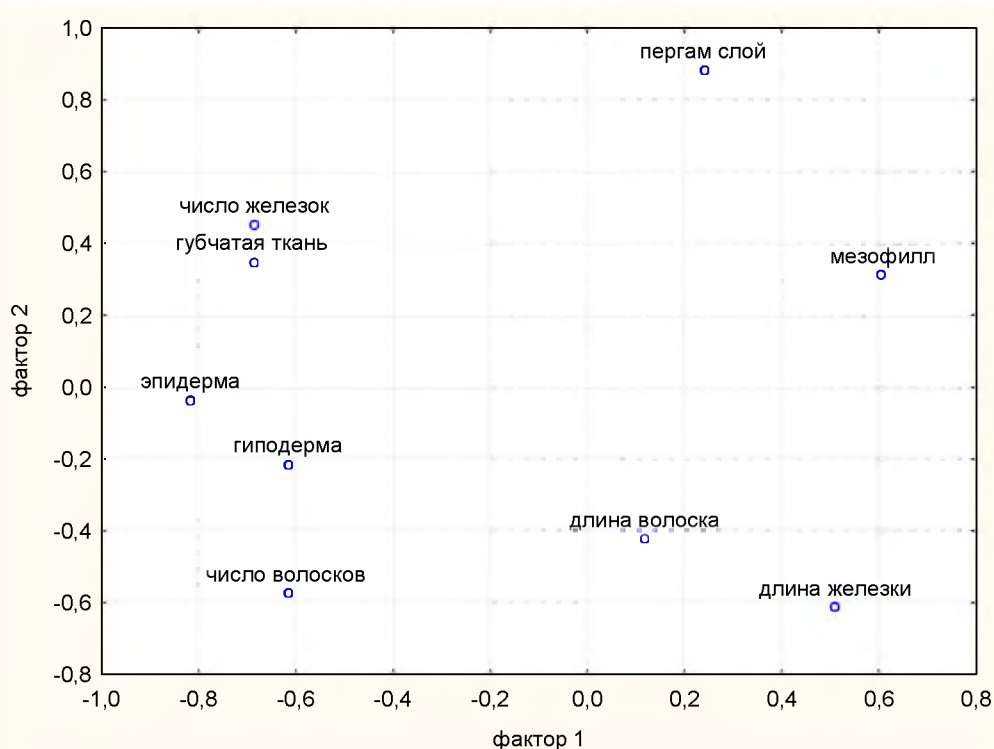


Рис. 10. Результаты факторного анализа количественных характеристик перикарпия

Выводы

Проведённые исследования строения и развития репродуктивных органов разных образцов бобов, которые имеют ряд хорошо видимых различий, относящихся к морфологическим признакам, биологическим свойствам и хозяйственной ценности, выявили, что в протекании эмбриологических процессов, строении цветка, плода и формировании семени наблюдается огромное сходство. При скрещиваниях следует учитывать стадии развития цветка.

Список литературы

1. Ахундова В.А. Морфогенез и особенности потенциальной и реальной продуктивности однолетних бобовых растений. – М.: Изд-во МГУ, 1979. – 64 с.
2. Ахундова В.А. Морфогенетический цикл апикальных меристем. Типы онтогенеза побегов: 3. Однолетние зерновые бобовые культуры // Вестник МГУ. Сер. 16. Биология. – 2005. – № 3. – С. 22-26.
3. Куперман Ф.М. Морфофизиология растений: Морфофизиологический анализ этапов органогенеза различных жизненных форм покрытосеменных растений. – М.: Высшая школа, 1977. – 288 с.
4. Мурашев В.В. Биологический контроль над зерновыми злаками // Вестник МГУ. Сер. 16. Биология. – 2005. – № 3. – С. 3-8.
5. Пономарев А.Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. – М.; Л., 1960. – Т. 2. – С. 9-19.
6. Иоффе М.Д. Развитие зародыша и эндосперма у пшеницы, конских бобов и редиса // Тр. Ботан. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер. 7. – 1957. Вып. 4. – С. 211-269.
7. Семенова Е.В. Репродуктивная биология бобов (*Faba bona* Medik.) и причины снижения их семенной продуктивности. Автореф. ...к.б.н. – Ленинград, 1988. – 18 с.
8. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. Обзор проблемы. – М.: Наука, 1981. – 96 с.
9. Кострикова Л.Н. Эмбриологическое исследование *Vicia faba* L. // Бюлл. МОИП. отд. Биол. – 1955. – № 6. – С. 99-106.
10. Архангельская З.М., Архангельский Н.С. О корреляции морфофизиологических признаков у кормовых бобов *Faba vulgaris* Moench. // Доклады ТСХА. – 1971, вып. 168. – С. 35-39.
11. Демина Р.Б., Петрова М.В. Строение перикарпия у бобов (*Faba bona* Medik.) различного географического происхождения // Исходный материал, селекция и систематика зерновых бобовых культур. Тр. по прикладн. ботанике, генетике и селекции. – Л.: ВИР, 1985. – Т. 91. – С. 85-91.



SOME STAGES OF REPRODUCTIV DEVELOPMENT OF *VICIA FAB* L.

Yu.N. Kurkina

*Belgorod State University
Pobedy Str., 85, Belgorod,
308015, Russia.*

e-mail: kurkina@bsu.edu.ru

The results of research of forming and development of faba beans flower, pod and seed are described. For the first time the flower development stages are described. The cause of beans pod cracking are found out.

Key words: faba beans, reproductive development, flower, pod, seed, *Vicia faba* L., *Faba bona* Medic.