



УДК 633.88:631.5

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ МЕТОД АНАЛИЗА ОНТОГЕНЕЗА КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ**А.А. Сиротин**
С.С. СиротинаБелгородский
государственный
университетРоссия, 308015, г. Белгород,
ул. Победы, 85

E-mail: sirotin@bsu.edu.ru

Изложены результаты исследования онтогенеза двух морфологически и физиологически различающихся видов: проса посевного (*Panicum miliaceum* L.), которое является ценной крупяной и кормовой культурой, и адониса летнего (*Adonis aestivalis* L.), имеющего большое практическое значение как перспективный источник сырья для получения астаксантина – активного антиоксиданта. Впервые исследованы этапы онтогенеза адониса летнего по методике Ф.М. Куперман. Дано описание основных этапов онтогенеза проса посевного и адониса летнего.

Ключевые слова: просо посевное, адонис летний, онтогенез, морфофизиологический метод, этапы онтогенеза.

Введение

Онтогенез растений стал объектом исследования значительно позднее рассмотрения самого растительного организма. На протяжении длительного периода претерпевали изменения и подходы к изучению жизненного цикла растений.

Исторически первым и в настоящее время традиционным является деление онтогенеза на отрезки между фенологическими фазами (межфазные периоды), различающиеся для растений различных ботанических семейств [1].

Детализация стадий привела к практически непрерывному контролю фенологических изменений и доведению спектра стадий до 99 [2], что усложнило технику наблюдений и снизило практичность метода.

В начале XX в. В.И. Разумов, а затем Т.Д. Лысенко [3] предложили теорию стадийного развития растений на основе физиологических изменений в растительном организме. В настоящее время описано 5 стадий развития, но исследования в этом направлении продолжаются.

Начиная с 50-х годов XX в., стремление приблизить достижения науки к запросам растениеводства привело профессора Ф.М. Куперман к разработке морфофизиологического метода анализа онтогенеза растений как однолетних, так и многолетних, травянистых и древесных, моно- и поликарпических [4]. Данный метод позволяет прогнозировать изменения морфологии и физиологии растений заблаговременно, на этой основе корректировать технологию возделывания культурных растений.

Объекты и методы исследования

В качестве объектов исследования нами использованы морфологически и физиологически различающиеся виды: просо посевное (*Panicum miliaceum* L.) и адонис летний (*Adonis aestivalis* L.), имеющие большое практическое значение – первый как зерновая культура и второй как перспективный источник сырья для получения астаксантина (активного антиоксиданта) [5, 6].

Метод биологического контроля (морфофизиологический) основан на комплексном исследовании морфологических и физиологических изменений в растительном организме в онтогенезе [7, 8]. Определение этапов онтогенеза осуществляется на отпреперированном конусе нарастания побега (I-VI этапы), на соцветии, цветках и семенах (VII-XII), а также на формирующихся пыльцевых зернах (VI-VIII этапы) путем окраски ацетокармином.

Результаты и их обсуждение

У проса выделяют следующие этапы онтогенеза.

I этап – недифференцированный конус нарастания. По данным З.П. Ростовцевой [9] и наших исследований [10], I этап начинается в период формирования у зародыша семе-



ни почечки и завершается в фазу всходов при прохождении стадии яровизации. Емкость зародышевой почечки — число листовых зачатков, находящихся под покровом колеоптиля, у проса их насчитывается 4 (рис. 1).

II этап — формирование вегетативной сферы. Конус нарастания несколько

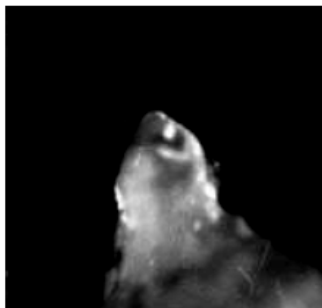


Рис. 1. I этап органогенеза проса посевного

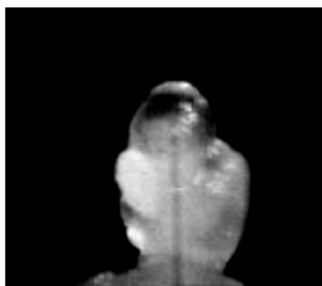


Рис. 2. II этап органогенеза

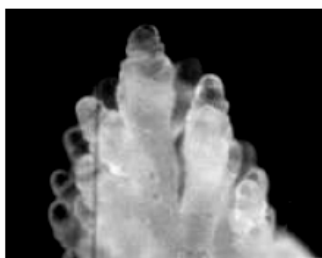


Рис. 3. III этап органогенеза проса посевного

вытягивается в длину; на нем закладываются зачатки будущих листьев; у основания конуса начинают формироваться первые междоузлия стебля. После образования зачатка листа конус нарастания восстанавливает свой объем и только затем переходит к формированию нового листового зачатка. Этот отрезок времени — пластохрон. Продолжительность пластохронного цикла зависит от условий роста растений. С началом разворачивания первых листьев размеры конуса нарастания увеличиваются (рис. 2).

III этап — конус нарастания продолжает вытягиваться в длину. На нем закладываются членики оси в виде малозаметных валиков. При пониженных температурах сегментация конуса нарастания замедляется, он вытягивается значительно слабее. При этом, когда в нижней части конуса нарастания процесс сегментации еще продолжается, в верхней части зачаточной оси соцветия в базипетальном порядке начинается дифференциация зачаточных лопастей соцветия (начало ветвления соцветия и перехода к IV этапу) (рис. 3).

IV этап — ветвление осей генеративных побегов. На IV этапе определяется степень ветвления и размеры метелки, а также характер синхронности в развитии разных ярусов. Развитие большого количества полноценных веточек — важная предпосылка получения высокого урожая. Благоприятные условия среды на этом этапе имеют большое значение в формировании количества и качества зерна.

V этап — формирование и дифференциация цветка. Начинается этот процесс в верхней части метелки и, постепенно опускаясь вниз, переходит к ее центру. Закладываются колосковые чешуи и образуются зачатки цветковых чешуй. В нижней цветке закладывается наружная (нижняя) цветковая чешуя, а остальные органы обычно редуцируются. В верхнем цветке закладывается две цветковые чешуи, а затем образуются зачатки тычинок и пестика и начинается дифференциация археспориальной ткани. Заканчивается этап формированием тычинок и пестика. Продолжительность этапа меньше у скороспелых форм и у растений поздних сроков сева. Температура ниже 20°C заметно сдерживает формирование и рост цветков на этом этапе.

VI этап — микро- и макроспорогенез. Образуются тетрады пыльцы. Идет дальнейшее формирование соцветия и цветка. Тычиночные нити укорочены (рис. 4).

Одновременно с формированием тетрад, развитием микро- и макроспор начинается процесс усиленного роста цветковых чешуй. На этом этапе удлиняется плодolistик и формируются рыльца, усиливается рост вегетативных органов побега (средних междоузлий стебля, листовых пластинок).

VII этап — формирование мужского и женского гаметофитов. Идет усиленный рост в длину органов метелки, осей метелки, колосковых и цветковых чешуй (рис. 5). Быстро растут в длину и в объеме тычиночные нити и столбик пестика. На

этом этапе степень освещенности определяет рыхлость соцветия. При более интенсивном освещении и большом потоке коротковолновых лучей меньше вытягиваются в длину оси метелки и форма ее будет более плотная.



Рис. 4. VI этап органогенеза проса посевного

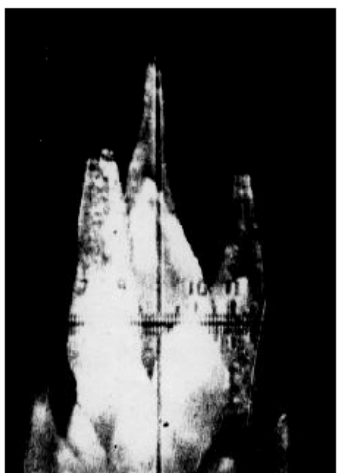


Рис. 5. VII этап органогенеза проса посевного

На II этапе развиваются ассимилирующие зачатки листьев (листовые примордии). У адониса летнего они чешуевидные, дифференцированы на лопасти в связи с многократной рассеченностью листовой пластинки во взрослом состоянии (рис. 6).



Рис. 6. II этап органогенеза

Особое значение для нормального формирования пыльцы в этот период имеет хорошая влагообеспеченность. При недостатке влаги резко падает количество фертильной пыльцы, нарушается формирование завязей.

VIII этап — завершение формирования всех органов соцветия и цветка, цветение. Органы цветка приобретают нормальные, типичные для вида, сорта размеры, характерную окраску, хотя тычинки и рыльца пестика иногда бывают еще незрелыми. На этом этапе, обычно совпадающем с выметыванием, идет созревание пыльцевых зерен и зародышевого мешка, завершение гаметогенеза.

IX этап — опыление, оплодотворение, образование зиготы. К этому времени междоузлия заканчивают свой рост, и стебель достигает нормальной величины. Основной прирост стебля идет за счет верхних междоузлий.

X этап — происходит формирование и рост зерновки, идет процесс эмбриогенеза. С X этапа в семени начинает развиваться зародыш — особь следующей генерации. Рост зерновки зависит от водообеспеченности.

XI этап — накопление питательных веществ в семени.

XII этап — созревание зерновки. Превращение веществ в запасные формы, снижение оводненности.

Этапы органогенеза адониса летнего. Как следует из доступной нам литературы, онтогенез адониса летнего малоизучен. Нами впервые исследованы этапы органогенеза данного вида, в том числе формирование продуктивных органов [11].

I этап органогенеза. Из инициальных клеток промеристемы формируется конус нарастания с первичными зачатками органов будущего побега. Период от образования группы инициальных клеток до появления зародышевой почки протекает на материнском растении в процессе формирования семян.

II этап органогенеза. Формирование вегетативной сферы узлов с зачатками листьев, междоузлий стебля.

У адониса летнего они чешуевидные, дифференцированы на лопасти в связи с многократной рассеченностью листовой пластинки во взрослом состоянии (рис. 6).

III этап органогенеза. У адониса летнего (*Adonis aestivalis* L.) III этап органогенеза не наблюдается, т. к. III этап — это формирование оси соцветия [1], а у данного вида соцветия отсутствуют.

IV этап органогенеза. Наступление и течение IV этапа морфологически не заметно, т.к. на этом этапе происходит ветвление осей генеративных побегов, т.е. образование соцветия и заложение цветковых бутонок [7]. Адонис летний не имеет соцветий, поэтому на данном этапе происходит внутривушечная дифференциация конуса нарастания в органы цветка.

V этап органогенеза. На V этапе у адониса летнего происходит формирование и внепечечная дифференциация цветков. Закладываются тычинки, пестики и покровные органы цветка (рис. 7).

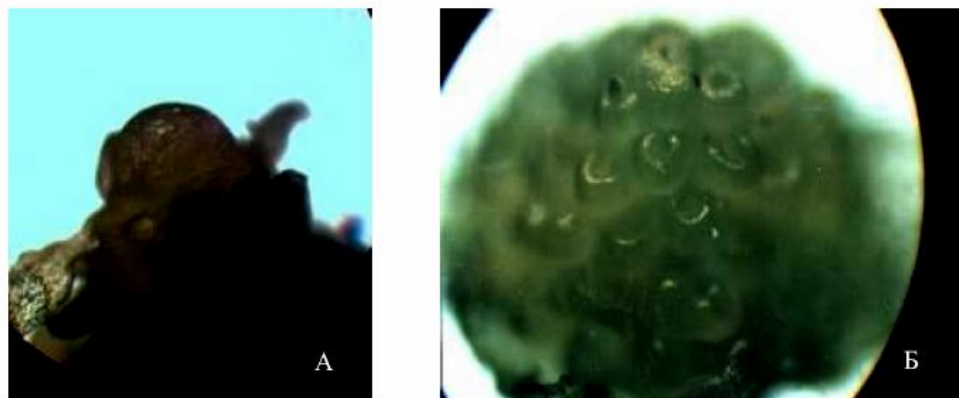


Рис. 7. V этап органогенеза: А – начало V этапа; Б – конец V этапа

VI этап органогенеза – микро- и макроспорогенез. На этом этапе в микроспорангиях микроспорофилла из каждого микроспороцита в результате 2-х делений мейоза образуется тетрада микроспор с гаплоидным набором хромосом в каждой.

VII этап органогенеза – формирование мужского и женского гаметофитов. На данном этапе происходит формирование пыльцевых мешков, вытягивание тычиночных нитей, а также образование двуядерной пыльцы (вегетативное и генеративное ядра).

VIII этап органогенеза. У адониса летнего (*A. aestivalis* L.) VIII этап подразделяется на 2 подэтапа. VIIIа – созревание пыльцевых зерен и зародышевого мешка (завершение гаметогенеза); формирование околоцветника, начало окрашивания тычинок, удлинение тычиночных нитей. VIIIб – окрашивание околоцветника и сплошное окрашивание пыльцевых мешков, дальнейшее удлинение тычиночных нитей (рис. 8).



Рис. 8. VIII этап органогенеза

IX этап органогенеза – цветение, оплодотворение, образование зиготы (рис. 9). Перенос пыльцы осуществляется при помощи насекомых (энтомофилия). Попавшие на рыльце пыльцевые зерна начинают прорастать через 4-5 мин., и уже через 15-20 мин можно наблюдать начало врастания пыльцевого зерна в ткань рыльца (образование пыльцевой трубки).



Рис. 9. IX этап органогенеза

X этап органогенеза – формирование семени, развитие и интенсивный рост плода до достижения им окончательных размеров.

XI этап органогенеза – накопление питательных веществ в плодах и семенах. Плоды у адониса летнего (*A. aestivalis* L.) на этом этапе накапливают питательные вещества, которые поступают из других органов растения. Морфологически семена приобретают окончательные признаки – трехгранную форму с крючком (рис. 10).

XII этап органогенеза – превращение питательных веществ в запасные и резкое снижение содержания воды в плодах и семенах. Продолжается синтез белков и крахмала, семена приобретают бурую окраску, склонны к осыпанию (рис. 11).



Рис. 10. XI этап органогенеза



Рис. 11. XII этап органогенеза

К концу данного этапа влажность семян падает до 10-15 %, детерминируется их масса и выполненность, на покровах семян формируются устьица (рис. 12), что является редко встречающимся морфологическим признаком цветковых растений.

У однолетних растений, в том числе у адониса летнего, после цветения и плодоношения не остается жизнеспособных побегов или почек возобновления – они отмирают со всем растением. Таким образом, завершается большой жизненный цикл.

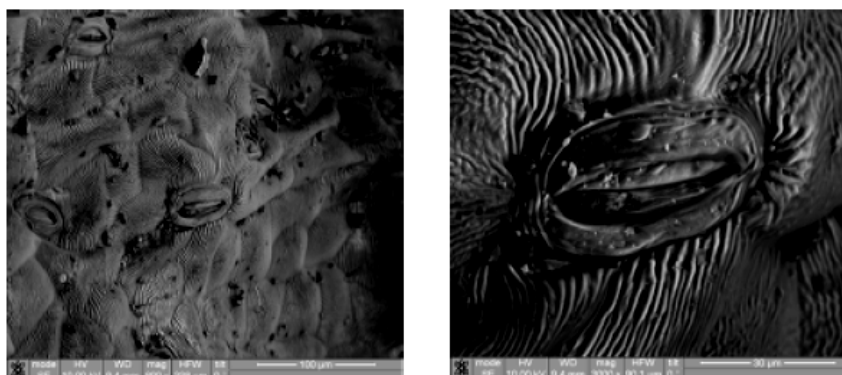


Рис. 12. Устьичный аппарат зрелых семян адониса летнего – *A. aestivalis* L.

Заключение (выводы)

1. Исследован онтогенез и описаны этапы органогенеза адониса летнего *A. aestivalis* L.
2. Установлено закономерное выпадение III и IV этапов органогенеза у видов, не имеющих соцветий.
3. Подтверждена экспериментально универсальность морфофизиологического метода анализа онтогенеза цветковых растений, относящихся к различным ботаническим семействам и имеющих различные жизненные формы.

Список литературы

1. А.И. Руденко. Определение фаз развития с.-х. растений. – М.: Изд. моск. общ. испытателей природы, 1950. – 86 с.
2. Евсеева Р.П. Шкала стадий развития зерновых (колосовых) культур // Суперагро. – 1992. – №1. – С. 3-8.
3. Лысенко Т.Д. Агробиология. – М.: Сельхозгид, 1952. – 135 с.
4. Куперман Ф.М. Морфофизиологические приемы исследования растений // Бюллетень МОИП. – 1952. – Т. LVII, вып. 6. – С. 14-21.
5. Дейнека В.И., Сиротин А.А., Дейнека Л.А., Сиротина С.С., Шаркунова Н.Р. Сезонная динамика и накопление астаксантина в лепестках *Adonis aestivalis* L. (Ranunculaceae) при выращивании в условиях черноземной зоны России (г. Белгород) // Растительные ресурсы. – 2007. – Т. 43, № 4. – С. 75-83.
6. Seybold, A., Goodwin, T.W. Occurrence of astaxanthin in the flower petals of *Adonis annua* L. // Nature. – 1959. – Vol. 184. – P. 1714-1715.
7. Куперман Ф.М. Биология развития растений. – М.: Высшая школа, 1952. – 424 с.
8. Куперман Ф.М. Морфофизиология растений. – М.: Высшая школа, 1977. – 288 с.
9. Ростовцева З.П. Цитогистологическая характеристика функциональности верхушечной меристемы в связи с органогенезом. – М.: Высшая школа, 1972. – 241 с.
10. Сиротин А.А., Дейнека В.И., Сиротина С.С. Разработка элементов технологии возделывания и исследование этапов органогенеза Адониса летнего – (*Adonis aestivalis* L.) как источника астаксантина // Научные ведомости БелГУ. – 2009. – №11 (66). – С. 30-39.
11. Сиротин А.А., Сиротина Л.В., Трифонова М.Ф. Морфофизиология проса. – М.: Изд. МСХА, 1992. – 190 с.



THE MORPHOPHYSIOLOGICAL METHOD OF ANALYSIS OF THE ONTOGENESIS OF CULTURAL PLANTS

A.A. Sirotin
S.S. Siroтина

Belgorod State University

*Pobedy St., 85, Belgorod,
308015, Russia*

E-mail: sirotin@bsu.edu.ru

Findings of investigation of the ontogenesis of two morphologically and physiologically differing species are stated: millet (*Panicum miliaceum* L.) which is a valuable cereal and fodder culture and the summer adonis (*Adonis aestivalis* L.), having great importance as a perspective source of raw materials for extraction of an active antioxidant – astaxanthine. For the first time the stages of organogenesis of the summer adonis have been investigated by F.M. Kuperman procedure. The description of the main stages of organogenesis of millet and the summer adonis is given.

Key words: millet, summer adonis, ontogenesis, morphophysiological method, organogenesis stages.