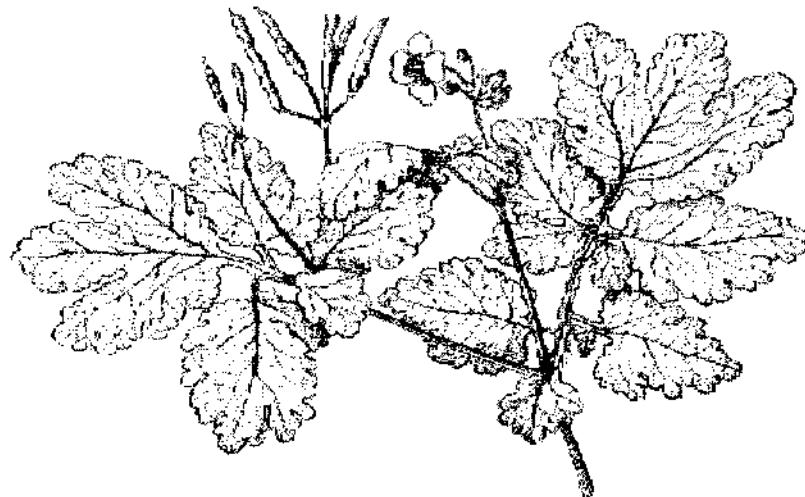


Министерство образования Российской Федерации
Кабардино-Балкарский государственный
Университет им. Х.М. Бербекова

БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ

Материалы спецкурса



НАЛЬЧИК 2003

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
КАБАРДИНО-БАЛКАРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ им. Х.М. БЕРБЕКОВА

БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ

МАТЕРИАЛЫ СПЕЦКУРСА

Для специальности: 010900 – Биология

НАЛЬЧИК 2003

УДК 581. 4: 633. 15

ББК 574/578

Рецензент:

кандидат сельскохозяйственных наук, доцент Кабардино-Балкарской

государственной сельскохозяйственной академии

Н.И. Перфильева

Составитель: Гилова Э.М.

Биология развития растений. Материалы спецкурса. – Нальчик: Каб.-
Балк. ун-т, 2003. – 77 с.

В соответствии с учебной программой специального курса "Биология развития растений" и учетом специфических черт органогенеза, свойственных разным жизненным формам, каждому виду, роду, семейству, в данной работе приводятся ботанические и биологические особенности, характер происхождения органообразовательных процессов у представителей зерновых и крупынных культур, зернобобовых, клубнекорнеплодов, масличных, бахчевых и кормовых трав.

Издание предназначено для студентов-биологов.

Рекомендовано РИСом университета

УДК 581. 4: 633. 15

ББК 574/578

© Кабардино-Балкарский государственный
университет им. Х.М. Бербекова, 2003

ВВЕДЕНИЕ

Биология развития растений – раздел ботаники, изучающий закономерности органогенеза и морфофизиологической изменчивости различных жизненных форм высших растений. В связи с тем, что в последние годы учение об онтогенезе обогатилось большим количеством экспериментального материала и рядом интересных теоретических концепций, значительно расширились исследования с использованием новых экспериментальных методов по изучению целостности растительных организмов и взаимодействии их органов в процессе онтогенеза. Изучение этой дисциплины представляет значительный интерес.

По продолжительности жизненного цикла все высшие растения делят на однолетние, двулетние и многолетние. В онтогенезе однолетних растений, также как в цикле развития двулетних, многолетних травянистых и древесных растений, установлены 12 этапов органогенеза, на которых последовательно, от этапа к этапу происходит образование онтогенетически различающихся органов. Наряду с общими для всех высших покрытосеменных особенностями прохождения каждого этапа, выявлены специфические черты органообразовательных процессов, свойственные разным жизненным формам, а также каждому виду, роду и семейству. Учитывая это, в работе рассматривается жизненный цикл однолетних зерновых культур, относящихся к различным родам и семействам, – мятликовые (Poaceae), гречишные (Polygalaceae) и бобовые (Fabaceae), двулетников, кормовых трав на примере однолетних монокарпических и многолетних поликарпических трав, а также масличных и бахчевых культур.

Многочисленными экспериментами, проведенными как в полевых, так и в лабораторных условиях, установлена тесная зависимость органообразовательных процессов от условий, складывающихся на тех или иных этапах. С учетом этого в работе приведены биологические особенности рассматриваемых образцов, поскольку любое отклонение от необходимого оптимума может вызвать ускорение или замедление темпов развития и роста, что в конечном итоге приведет к снижению урожайности.

При изучении данного курса студенты знакомятся с достижениями биологии развития растений, полученными в исследованиях культурных растений, с имеющимися разработками, морфофизиологическим методом анализа растений. С помощью данного метода можно описать динамику прохождения этапов органогенеза, использовать приемы воздействия на растения в процессе их развития и роста с целью реализации важнейших элементов их продуктивности.

РАЗДЕЛ 1. ЗЕРНОВЫЕ И КРУПЯНЫЕ КУЛЬТУРЫ

Особенности онтогенеза овса

Среди полевых растений важнейшее значение имеют зерновые культуры, представленные тремя семействами: мятликовые (Poaceae), гречишные (Polygonaceae) и бобовые (Fabaceae). Эти культуры составляют основной пищевой фонд человечества и занимают более половины посевных площадей в мировом земледелии (759 млн. га). Важнейшее значение имеют пшеница, рис, кукуруза, просо, сорго, ячмень, овес, рожь. Валовой сбор зерна в мире составляет 1477 млн. т, а средняя урожайность – 19,5 ц с 1 га.

По Н. И. Вавилову, культура овса появилась значительно позже, чем пшеницы и ячменя. Когда овес произрастал как засоритель полбы (эммера), его стали культивировать при продвижении полбы на север. Первые упоминания о возделывании овса (в Древней Греции) относятся к IV в. до н.э.

Ботанические и биологические особенности. Овес относится к роду *Avena L.* и представлен многими видами (около 70), из них 11 имеют практическое значение. Наиболее распространены овес посевной (*A. sativa L.*) и овес византийский (*A. byzantina C. Koch.*). Овес посевной делится на две разновидности: развесистый (*v. diffusae Mordv.*) и одногривый (*v. orientalis Mordv.*). Чаще возделывают плечатые формы овса, но изредка сеют и голозерные (они более требовательны к условиям и менее урожайны). По продолжительности вегетационного периода (100-200 дней) овес приближается к яровой пшенице. Постепенно он позже ячменя, поэтому не заходит так далеко на север.

Овес, как и другие однолетние злаки, образует мочковатую корневую систему, состоящую из зародышевых, колеоптильных и узловых корней.

Прорастание зерновки овса начинается при появлении 2-4 корешков, чаще 3. Первые придаточные корни образуются вскоре после того, как главный корень пробивает колеоризу, а иногда придаточные корни бывают заметны в виде формирующихся зачаточных бугорков еще до выхода главного корня из зерновки. Вслед за зародышевыми корнями у овса образуются колеоптильные корни, отходящие от узла, к которому прикреплен колеоптиль. Эти корни также входят в так называемую первичную, или зародышевую, корневую систему. Затем образуются корни сначала 2-го, потом 3-го и последующих сближенных узлов стебля, несущих настоящие листья. Корни овса проникают в почву на меньшую глубину по сравнению с корнями других хлебов, но зато имеют массу длинных волосков, отличающихся большой всасывающей способностью. Благодаря этому овес сравнительно малоприхотливое растение.

Стебель – соломина высотой 120-140 см, сравнительно устойчив к полеганию. Нижние стеблевые узлы окрашены антоцианом, число узлов и междуузий колеблется от 4 до 6. Листья ланцетно-заостренные, шероховатые, зеленые или сизые, часто с восковым налетом, голые или с ресничками по краям. Листовая пластинка опущенная. Влагалища в разной степени опущенные или голые.

Цветение овса – метелка, по форме она бывает полусжатой полураскидистой, пониклой, раскидистой, одногривой и др. Нижние ветви в метелке длинные

и более разветвлены по сравнению с верхними. Колоски овса 2-4-цветковые. Колосковые чешуи перепончатые, широколанцетные, заостренные, длиной около 25-30 мм, с 9-11 жилками. Цветковые чешуи кожистые, верхняя цветковая чешуя короче нижней. Окраска цветковых чешуй у пленчатых овсов белая, желтая, серая или коричневая; у голозерных – желтая или беловатая. Нижняя цветковая чешуя ланцетная или яйцевидно-ланцетная, длиной около 20-25 мм, опущенная или голая, гладкая или шероховатая, с 7-9 жилками, на верхушке двузубчатая. У остистых форм на спинке цветковой чешуй имеется ость.

Между цветковыми чешуями расположена волосистая завязь с двумя перистыми рыльцами и 3 тычинками с двухгнездными пыльниками. Для сортов озимых и зимующих форм характерно открытое цветение, что способствует перекрестному опылению.

Зерновки озимых овсов пленчатые, плотно охвачены цветковыми пленками (но не сросшиеся с ними) или голые.

Овес – растение, относительно не требовательное к теплу. Зерно его начинает прорастать при температуре 1-2°C и при набухании поглощает количество воды, приблизительно равное 60 % массы зерна. Весенние заморозки силой 3-5 и даже 8-9 °C всходы овса переносят хорошо. В фазе молочного состояния зерна посевы переносят заморозки до 4-5°C.

Овес принадлежит к растениям длинного дня; он более влаголюбив и теневынослив, чем пшеница и ячмень, но и в связи с повышенной чувствительностью к высоким температурам подвержен запалу. Транспирационный коэффициент его равен 474.

В отличие от яровой пшеницы процесс образования узловых корней у овса начинается раньше и заканчивается позже. Даже при засушливой весне овес после выпадения дождей в июне способен еще долго куститься и развивать узловые корни. По интенсивности кущения овес уступает ячменю, но превосходит пшеницу.

Наибольшую потребность во влаге растения овса испытывают примерно за две недели до выметывания и в фазе выметывания.

К почвам овес не требователен: его можно возделывать на супесчаных, суглинистых, глинистых и заболоченных почвах. Способен он прорастать и на почвах с повышенной кислотностью (рН 5-6), что позволяет возделывать его при освоении торфяников и подзолистых земель в Нечерноземной зоне. Корневая система его обладает способностью извлекать из почвы труднорастворимые питательные вещества (например, фосфорную кислоту фосфоритов). Хорошо реагирует овес на известковые почвы и внесение удобрений (азотных и др.). При достаточном обеспечении влагой овес успешно прорастает на песчаных почвах, уступая в этом отношении только ржи. На солонцеватых почвах удается хуже, чем ячмень.

По сравнению с ячменем и пшеницей овес в гораздо меньшей степени повреждается шведской и гессенской мухами. В Сибири и Приуралье он страдает от закукивания (вирусная болезнь из группы желтух).

В процессе развития растения овса проходят следующие фенологические фазы: набухание семян, прорастание семян, появление всходов, фаза 3-го листа, кущение, выход в трубку, стеблевание, выметывание, цветение, молочно-волосковая и полная спелость.

Онтогенез овса включает 12 основных этапов органогенеза (рис. 1)

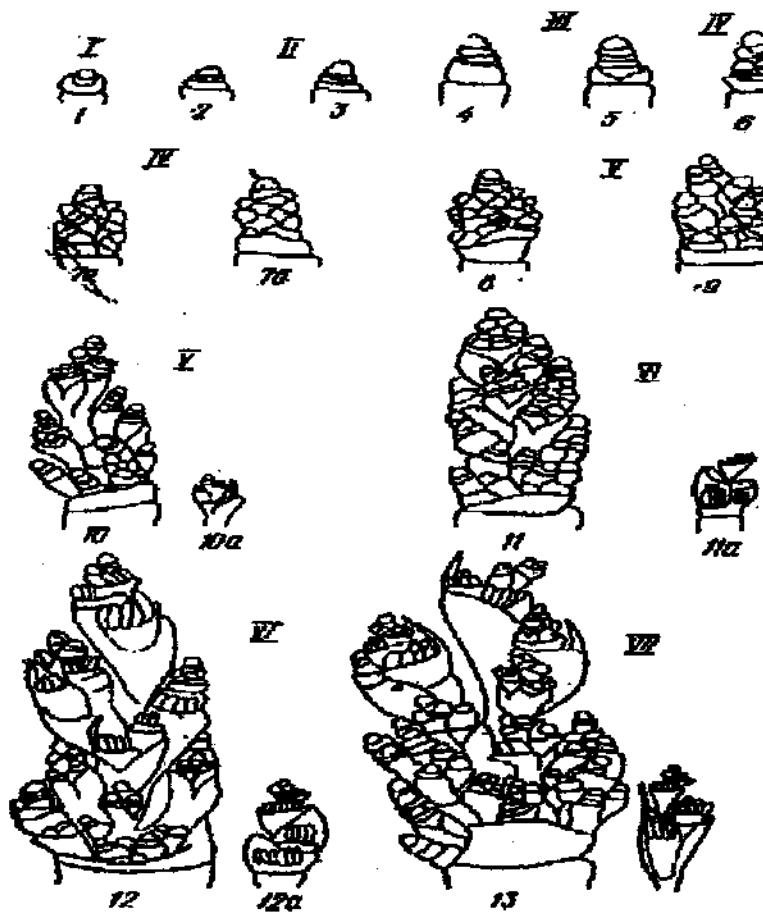


Рис. 1. Последовательные этапы органогенеза зачаточного соцветия озимого овса Кабардинец (по К. Н. Керефову):

1 – I этап – формирование первичного конуса нарастания стебля; 2, 3 – II этап – формирование зачаточных узлов, междуузлий стебля и зачатков влагалищ стеблевых листьев; 4, 5 – III этап – вытягивание конуса нарастания с одновременной сегментацией его нижней части и формированием зачатков кроющих листьев; 6, 7 а, 76 – IV этап – формирование колосковых бугорков; 8, 9, 10, 10а – V этап – начало формирования цветков в колосках; 11, 11а, 12, 12а – VI этап – формирование пыльников и пестика; 13, 13а – VII этап – растяжение в длину членников соцветия, усиленный рост покровных тканей (колосковых и цветковых чешуй).

I-II этапы. Конус нарастания представлен в виде недифференцированного бугорка. Эти этапы соответствуют фенофазам набухания семян, прорастания всходов и начала кущения. Образуют 10 и больше побегов кущения.

III этап. Конус нарастания вытягивается и на всем его протяжении поочередно заслаживаются зачатки влагалищ листьев (листовые валики). Развиваются сегменты зачаточного соцветия, прикрытые листовыми зачатками – брахтиями. В их пазухах заслаживаются боковые лопасти соцветия метелки. В начале развития метелки листовые зачатки еще прикрывают образующиеся веточки второго порядка, но дальше они не развиваются, обнаружить их трудно. Первоначально характер заложения на главной оси метелки овса конусов второго порядка – так называемых лопастей соцветия – напоминает заслажки колосковых лопастей зачаточного колоса пшеницы. В этот момент можно, как и у колоса, хорошо различать лицевую и боковую стороны зачаточной метелки. Но затем, когда каждая лопасть многократно ветвится и вытягивается, лицевую и боковую стороны метелки почти невозможно различить.

IV этап. Формирование метелки начинается с ветвления верхушечной веточки соцветия. Образование последующих ярусов главной оси метелки и заложение боковых веточек второго, а затем третьего порядка происходит последовательно по мере дифференциации, сверху вниз. При этом часто имеет место сравнительно большой разрыв во времени и дифференциации верхних и нижних колосков: первыми начинают дифференцироваться верхние колоски, последними самые нижние. На IV этапе на верхушке каждой веточки в метелке – образуется колосок, из которого на следующем этапе развивается несколько цветковых бугорков.

V этап. Начинается дифференциация колоска и заслажка двух зачаточных колосковых чешуй. Колосковая ось вытягивается, разрастается, и образуются цветки. В отличии от лопастей соцветия заложение цветков в колоске и их развитие идут не базипетальным, а в акропетальном порядке (снизу вверх). В колоске озимого овса заслаживается 6-7 цветковых бугорков, однако нормально развиваются не все; чаще всего на X этапе в колоске можно видеть 1-2, реже 3 зерновки. Вслед за образованием цветковых чешуй в цветке заслаживаются 3 тычиночных и один пестичный бугорок.

VI этап. Происходит обособление археспориальных клеток в пыльнике и образование тетрад. В течении VI этапа формируются генеративные органы цветка – тычинки и пестик. В пыльниках развиваются 4 пыльцевые камеры и образуются материнские клетки пыльцы. Одновременно формируется завязь пестика. Растение вступает в фазу стеблевания. Наблюдается их рост в высоту за счет прироста 3-4 междуузлий стебля.

VII этап. Характеризуются интенсивным ростом всех органов цветка, колоска, а также членников осей всех порядков в метелке. Удлиняются тычиночные нити, вытягиваются и ветвятся доли рыльца, усиленно растут цветковые и колосковые чешуи, которые на V-VI этапах еще не прикрывали цветка. Колосок к концу VII этапа уже полностью закрыт колосковыми чешуями, а

нижние цветки цветковыми чешуями. 3-4 верхних цветка в колосе чаще всего остаются недоразвитыми и засыхают. На VII этапе органогенеза в пыльцевых мешках уже легко различается пыльца.

На этом этапе наблюдается наиболее усиленный рост стебля, за счет разрастания верхних междуузлий (особенно 5-го и 6-го).

VIII этап. Фаза выметывания. Метелка выходит из влагалища листьев.

IX этап. Цветение метелки. Созревшая пыльца попадает на рыльце пестика, осуществляются процессы цветения и оплодотворения.

X - XII этапы. Происходят процессы формирования и созревания зерновки.

Следует отметить, что в разных ярусах метелки наблюдается неоднородность прохождения этапов органогенеза, это приводит к тому, что наряду со зрелыми семенами в верхней части метелки в нижних ярусах можно обнаружить зеленые зерновки и цветки на разных этапах. Такой тип формирования метелки, при соблюдении соответствующих правил высокой агротехники, создает большие возможности для повышения урожая за счет синхронизации процессов развития при оптимальных сроках посева.

Особенности онтогенеза проса

Просо является одной из основных крупяных культур в нашей стране. Первичными очагами ее возделывания, очевидно, являются Центральный и Западный Китай, а также горные районы Монголии, где культура проса была известна за 2700 лет до н. э.

В древней Грузии и Армении культура проса насчитывает свыше 2000 лет. Есть основания полагать, что в Европу оно проникло из Азии с кочевыми народами. В Америку просо завезено из Европы, в том числе и из России. О посевах его во времена Киевской Руси упоминается в летописях, относящихся к 1095 г. В раскопках под Минском были обнаружены зерна проса, относящиеся к VI-VII вв.

Ботанические и биологические особенности. Просо обыкновенное, метельчатое (*Panicum miliaceum L.*) – однолетнее культурное растение. Различают пять его подвидов: раскидистое, развесистое, сжатое (пониклое), полукошковое (овальное) и комовое.

Зерно проса мелкое (масса 1000 семян в пленках 5-10 г), без бороздки и хохолка. Цветковые пленки составляют 15-25 % массы зерновки. Наибольшей пленчатостью характеризуются раскидистые и развесистые формы проса. Пониклое (сжатое), комовое и полукошковое подвиды проса отличаются крупнозерностью, наименьшей пленчатостью и большим выходом пшена, засухоустойчивостью.

Корневая система с хорошо развитой проводящей тканью (проникает в глубину до 150 см и отходит в стороны на 100-120 см). Основная масса корней разрастается в период от кущения до выметывания. При пересыхании

верхнего слоя почвы узловые корни плохо развиваются, и растения проса, имеющие только зародышевые корни, находятся в полуполегшем состоянии. При сильном ветре они отрываются от почвы и погибают.

Семена проса начинают прорастать при температуре 8-10 °C, поглощая при набухании около 25 % воды (к своей массе). При температуре 8°C просо прорастает через 10-15 дней, при 15 °C – через 4-5 дней и при 20-25 °C – через 3 дня.

При засушливой погоде образование узловых корней задерживается и всходы долгое время (10-15 дней и более) живут за счет зародышевых корней. Во влажной почве узловые корни растут довольно быстро и через 15-20 дней проникают вглубь до 40-50 см.

В ранний период развития просо медленно растет и легко заглушается сорняками. Кущение обычно начинается через 15-25 дней после появления массовых всходов и продолжается 10-15 дней. Наиболее энергично просо кустится при температуре 18-20°C и достаточной влажности почвы. При недостатке тепла, света и влаги фаза кущения растягивается в результате чего образуется много подседа.

Просо принадлежит к светолюбивым растениям короткого дня, при этом развесистые формы проса менее требовательны к свету, чем комовые и пониклые. При пасмурной погоде, особенно после выметывания, ассимиляционный процесс замедляется; вегетационный период соответственно удлиняется. Загущенные или затененные сорняками посевы развиваются плохо.

Фаза выметывания в зависимости от условий возделывания у разных сортов наступает на 30-35-й день, а у поздних – на 45-50-й день после всходов. Выметывание длится 18-20 дней и проходит недружно. Цветение начинается через 3-6 дней после начала выметывания и длится в пределах одной метелки 10-12 дней. Минимальной для цветения проса считают температуру 15°C.

В метелке созревание семян идет сверху вниз и от периферии к центру, поэтому когда семена на верхушке метелки достигают полной спелости, в ее середине они находятся в начале восковой спелости, а в нижней части – только в фазе молочного состояния. В зависимости от сорта и условий вегетационный период проса колеблется от 70 до 115 дней.

Просо – одно из наиболее теплолюбивых культурных растений. Всходы его не переносят температуру ниже 2°C. Понижение температуры отрицательно влияет и на последующее развитие проса. В дождливые прохладные годы белка в зерне проса содержится меньше (12,7 %), чем в засушливые годы (до 17,2 %). Просо, захваченное осенними заморозками, дает щуплое зерно.

Жаровыносливость проса (особенно после выметывания) гораздо выше, чем пшеницы, ячменя и ржи. В условиях опыта устьица листьев проса при температуре 38-40 °C продолжали функционировать в течение 48 ч.

Характерная особенность проса – высокая засухоустойчивость. По данным опытных учреждений, транспирационный коэффициент его колеблется от 126 до 360, что значительно меньше, чем у пшеницы. Благодаря хо-

рошо развитой водопроводящей системе просо (особенно пониклые и комовые формы) устойчиво к суховеям и запалам. Засухоустойчивость проса обусловливается также способностью растений выдерживать длительное завядание и глубокое обезвоживание тканей. При засухе неукоренившиеся всходы проса нередко замирают и едва проявляют признаки жизни. Но стоит только пройти дождю, как они начинают укореняться и быстро расти.

Наибольшая потребность во влаге у проса приходится на период от выхода в трубку до конца выметывания. Способность проса продуктивно использовать поздние летние осадки делает его одной из ценных зерновых культур для засушливых южных и юго-восточных районов нашей страны.

К почве просо не очень требовательно, но хорошо отзывается на плодородие. Усвоющая способность корней у него больше, чем у пшеницы, но меньше, чем у овса.

Просо удается на самых разнообразных почвах – от легких супесей до тяжелых суглинков. Высокие урожаи дает на черноземах и канавковых почвах; болотные, кислые, холодные, тяжелые глинистые, известково-мергелистые и солонцеватые почвы для него малопригодны. По устойчивости к песчаным почвам (если они не слишком бедные) просо почти не уступает ржи. Наиболее предпочтительны почвы с нейтральной и слабощелочной реакцией. Удобрения использует весьма эффективно, особенно в возрасте 30–45 дней (перед выметыванием).

Просо отличается повышенной чувствительностью к засорению почвы, что в значительной мере обусловлено его биологическими особенностями: недружностью прорастания и медленным ростом в первый период жизни, поздним кущением и светолюбивостью. Поэтому основное требование к почве при возделывании проса – освобождение его от сорняков. К специальным засорителям проса относятся различные виды мышей, куриное просо, тысячеголовник и др.

Фенологические фазы развития и роста. В жизненном цикле проса фенологи отмечают следующие фазы развития и роста: прорастание семени – появление корешков; всходы – развертывание 1-го настоящего листа, выходящего из колеоптиля; 3-й лист – начало развертывания 3-го листа; кущение – появление первых листочков боковых побегов из влагалищ листьев (начало кущения у проса по сравнению с другими злаками наступает с некоторой задержкой и начинается примерно на 15–20-й день после появления массовых всходов); выметывание – появление из влагалища верхнего листа верхней части метелки; цветение, созревание – зерно в верхних колосках метелки становится твердым.

В течение онтогенеза растения проса проходят 12 этапов (рис.2).

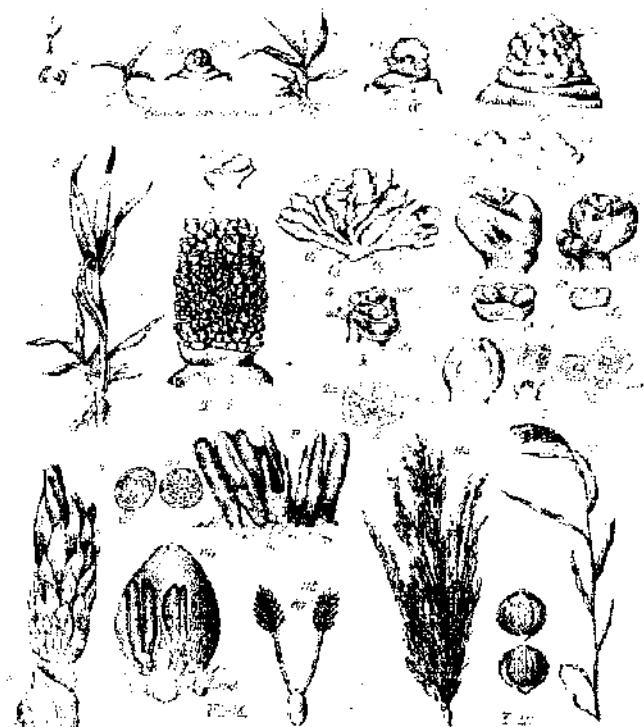


Рис. 2. Фазы развития и этапы органогенеза проса посевного (по З.П. Ростовцевой):
 1 – конус нарастания на I этапе; 2 – II этап – дифференциация узлов и междуузлий побега и формирование листовых зачатков побега; 3 – начало III–IV этапов в верхнем ярусе зачаточной метелки; 4а–4в – ветвление осей зачаточной метелки (4а – начало ветвления, 4б – боковая ось зачаточной метелки, в виде трехдольчатой лопасти, 4в – боковая ось в виде многодольчатой лопасти); 5 – начало выхода в трубку, ветвление колосковой оси на вершине каждой веточки; 5а – образование колосковых чешуй, 5б, 5в – V этап – образование зачатков цветковых чешуй; 6 – общий вид колоска на V этапе, закладка зачаточных тычинок и пестика; 7а–7г – V этап (7а – общий вид колоска, 7б – колосок без колосковых чешуй, 7в – fertильный верхний – второй цветок; 8 – цветок на V этапе, 8а – археспориальные клетки; 9 – VI этап, 9а – тетрады; 10 – VII этап – общий вид метелки и сформированная пыльца; 11а–11в – VIII–IX этапы – цветение метелки (11а – соцветие, 11б – отпредарированный цветок со сторонами лодикул, 11в – вид пестика к IX этапу); 12 – общий вид растения и зерновка на X–ХІI этапах; к.н. – конус нарастания; к.н.₂ – конус нарастания оси 2-го порядка; ст. л. – стеблевой лист; т.ч. – тычинка; цв₁, цв₂ – цветок первый (нижний) в колоске, цветок второй (верхний); тет. – тетрады; арх. – археспориальные клетки; п. – пестик; пл. – пыльцевое зерно; пыл. – пыльцевой мешок; к – колоски; лод. – лодикулы; м.уз. – междуузлия стебля; О₂, О₃, О₄ – оси 2, 3 и 4-го порядков; д.р. – доли рыльца.

I этап растения проса проходит в фазе всходов.

II этап. Наступает сразу же после всходов. Дифференцируются узлы и междуузлия зачаточного стебля. У скороспелых сортов проса растения уже в фазе 2-3-го листьев завершают II этап. У более позднеспелых сортов II этап длится до развертывания 5-6-го листьев.

III этап. Заканчивается закладка зачаточных листьев и начинается дифференциация главной оси соцветия. Проходит этот этап быстро, поэтому дифференциация главной оси метелки (III этап) и ветвление всей верхней части боковых осей (IV этап) идет почти параллельно.

IV этап. В пазухах зачаточных кроющих листьев – валиков образуются зачаточные бугорки. Они представляют собой конуса нарастания осей соцветия 2-го порядка. Из конуса формируется лопасть, а затем веточка соцветия.

На рис.2 видно, что уже с начала формирования соцветия проса боковая и лицевая его стороны не различаются, как это наблюдается у колосовых или других метелочных злаков. IV этап наблюдается в фазе 5-6-го листьев и начала кущения. Закладка колосков проходит по спирали вокруг конуса нарастания.

По мере развития соцветия главная ось его продолжает вытягиваться. У основания ее могут закладываться все новые и новые конусы 2-го порядка. У проса они закладываются только в нижней части соцветия, ниже ранее заложившихся зачаточных бугорков. Заложившиеся конусы 2-го порядка продолжают развитие, а позже заложившиеся отстают в развитии или отмирают.

V этап. Характеризуется дифференциацией органов цветка. В нижнем цветке закладывается нижняя (наружная) цветковая чешуя, а генеративные органы и вторая чешуя редуцируются. Наружная чешуя образует как бы третью чешую верхнего цветка в колоске. Во втором верхнем цветке закладываются цветковые чешуи, зачатки тычинок и пестика и к концу этапа образуются археспориальные ткани, уже вполне дифференцированные.

VI этап. Образование тетрады пыльцы. Этот этап совпадает с фазой стеблевания.

VII этап. Идут процессы гаметогенеза, формируется пыльца.

VIII этап. Заканчивается формирование зародышевого мешка и яйцеклетки.

IX этап. Цветение верхних колосков.

X этап. Формирование зерновки.

XI – XII этапы совпадают с фазами молочной и полной спелости.

Особенности онтогенеза гречихи

Родиной гречихи считают Восточную Азию. Есть основание полагать, что культурная гречиха произошла от дикого ее родича—гречихи татарской *Fagopyrum tataricum* L.

В Европе гречиху начали возделывать в XV в., в России она появилась еще раньше – в XIII в.

Основные площади посева гречихи (2,4 млн. га из 3,9 млн. га) сосредоточены в Европе, где ее возделывают во всех странах. Небольшие площади имеются в Канаде, Японии, Индии, Китае, США.

В нашей стране гречихой засевается около 1,8 млн. га. Основной район возделывания – Нечерноземная зона. Возделывают гречиху также в центральных черноземных областях, в Волжско-Камской лесостепи, в Западной и Восточной Сибири и на Дальнем Востоке.

Ботанические и биологические особенности. Гречиха относится к семейству гречишных (*Polygonaceae*) и имеет несколько видов. Основной ее вид – гречиха культурная (*Fagopyrum esculentum* Moench, или *Polygonum fagopyrum* L.) – делится на два подвида: гречиха обыкновенная (*ssp. vulgare* Stol.) – наиболее распространенная у нас как крупяная культура и медонос, и гречиха многолистная (*ssp. multifolium* Stol.) – высокорослая и хорошо облиственная, возделывается на Дальнем Востоке. Встречается и другой вид гречихи – *Fagopyrum tataricum* L. Jarch. – дикорастущие однолетние растения, засоряющие посевы.

Плоды гречихи – трехгранные орешки с прирастающим к семени околоплодником. Масса 1000 семян 18-32 г, пленчатость – от 15 до 30 %. Внутренняя часть плода состоит из зародышевого корешка, двух складчатых семядолей и эндосперма. Семядоли при прорастании выносятся на поверхность почвы. Корневая система проникает на глубину 60-90 см. Наличие на корнях длинных корневых волосков, выделяющих различные кислоты, способствует лучшему усвоению растением труднорастворимых соединений.

Соцветия – пазушные кисти; на хорошо развитом растении насчитывается от 500 до 1500 цветков с ярко выраженной гетеростилией: у одних растений цветки имеют короткие тычинки и длинные столбики пестика, у других – длинные тычинки и короткие столбики (диморфизм). Гречиха опыляется насекомыми и отчасти ветром. Оплющование и завязывание семян происходит лучше в том случае, если пыльца из короткотычиночных цветков попадает на цветки с короткими столбиками и наоборот. Это так называемое легитимное (законное) опыление в отличие от иллегитимного (незаконного) опыления.

Гречиха отличается коротким вегетационным периодом (60-90 дней). К теплу и влаге относительно требовательна. Семена ее прорастают во влажной почве при температуре 7-8 °C, а дружные всходы появляются при 15-22°C. Заморозки силой 1,5-2°C приводят к повреждению, а нередко и к гибели всходов. При температурах ниже 13°C и выше 25°C гречиха плохо

растет, зато при благоприятных условиях развивается очень быстро, формируя большую надземную массу, хорошо затеняющую почву.

Гречиха – растение короткого дня. Она очень влаголюбива, особенно в период цветение – налив плодов; транспирационный коэффициент варьирует от 480 до 600. Предпочитает плодородные почвы, хотя корни ее и обладают высокой усваивающей способностью. По свидетельству академика Д. Н. Пранишникова, гречиха хорошо усваивает фосфорную кислоту из труднорастворимых фосфоритов. Наряду с этим она хорошо отзывается на удобрение, тщательную и глубокую обработку почвы, хороший уход за ее посевами. При соответствующих мероприятиях (известкование, удобрение и т. д.) гречиха может произрастать и на недостаточно окультуренных почвах: кислых, болотных и малоплодородных почвах, вышедших из-под леса, на осущенных торфяниках. На тяжелых, известковых и песчаных почвах без предварительного их удобрения гречиха удается плохо.

Лучшие почвы для гречихи – плодородные, глубоко пропашные, рыхлые и хорошо прогреваемые. Высокие урожаи она формирует на черноземах и серых лесных слабокислых почвах (рН-6). На тучных и переудобренных навозом почвах при достаточном их увлажнении гречиха «ожиরует», т. е. развивает большую вегетативную массу в ущерб образованию плодов.

По характеру развития гречиха резко отличается от колосовых хлебов: рост ее зеленой массы продолжается почти до созревания. Закладка бутонов начинается уже спустя 8–10 дней после появления всходов; цветение длится в течение 35–45 дней. Период созревания у гречихи растянутый. Одновременно с цветением и плodoобразованием повышается потребность гречихи во влаге и пластических веществах.

Период цветения и налива плодов – наиболее ответственный для гречихи. Количество оплодотворенных завязей редко превышает 12–20 %. Жара и засуха, дожди и туманы, ветры и резкие снижения температуры нарушают опыление гречихи, налив семян и приводят к снижению урожая. При сухости воздуха, высокой температуре и недостатке влаги в почве рост, цветение и налив гречихи прекращаются, в результате чего отмечается высокий процент шуплых и пустых семян. Однако с окончанием засухи, после дождей гречиха способна снова расти, цветти и наливать полновесные плоды. При высокой агротехнике и организации пчелоопыления количество завязавшихся плодов у гречихи значительно увеличивается; созревание семян проходит дружно.

Основные причины неустойчивости урожая гречихи следующие: 1) смещение во времени периодов роста вегетативных и генеративных органов, а также несоответствие между величиной ассимиляционной поверхности листьев и числом цветков на растении; 2) продолжительность периода цветения и вследствие этого большая зависимость его от метеорологических условий.

В жизненном цикле гречихи различают следующие фенологические фазы развития и роста: всходы, ветвление стебля, бутонизация, цветение и плodoобразование.

За вегетационный период гречиха проходит 12 этапов органогенеза (рис. 3).

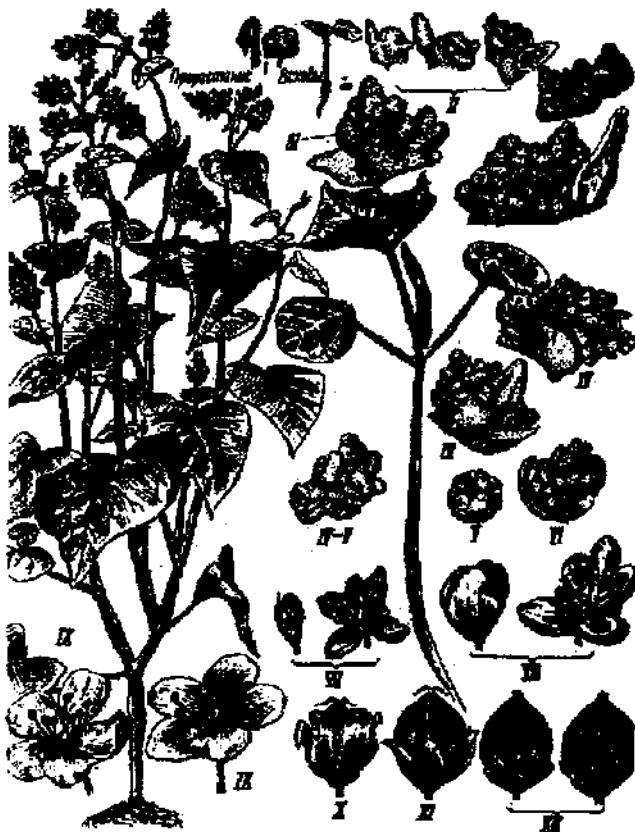


Рис. 3. Фазы развития и этапы органогенеза гречихи
(по Ф. М. Куперман и И. Я. Марьяхиной).

I – недифференцированный конус нарастания; II – начало формирования стеблевых листьев и закладка пазушных вегетативных побегов; III – формирование оси соцветия и прицветников; IV – закладка лопастей соцветия; V – закладка зачаточных органов цветка—лепестков, тычинок и пестика; VI – формирование тычинок и пестика; VII – вытягивание цветоножки, лепестков, тычиночных нитей и столбика пестика; VIII – вынесение бутона из прицветника: общий вид бутона и отрепарированный бутон на VIII этапе; IX – цветение и оплодотворение; X – формирование плода; XI – молочная спелость; XII – восковая спелость и созревание семян.

I этап. Характеризуется недифференцированным конусом нарастания, проходит очень быстро, еще до всходов.

II этап. наступает сразу после всходов, характеризуется формированием зачатков стеблевых листьев, узлов и междуузлий стебля и побегов ветвле-

ния. Побеги ветвления закладываются в виде недифференцированных бугорков в пазухах стеблевых листьев. На побегах ветвления (т.е. на побегах 2-го порядка) в свою очередь формируются листья, в пазухах которых закладываются побеги 3-го порядка и последующих. Продолжительность II этапа и темпы роста в этот период определяют характер ветвления и тип куста разных по скороспелости сортов.

III этап. Формирование оси соцветия, на которой в очередном порядке закладываются зародыши прицветников.

IV этап. Формирование в пазухах прицветников укороченных осей соцветия в виде недифференцированных бугорков, из которых развиваются цветки. IV этап заканчивается закладкой зародышей тычинок и пестика.

V этап. Формирование из недифференцированного бугорка в пазухах прицветников других органов цветка – лепестков, одновременно дифференциация пыльников и пестика. У основания цветка прицветник разрастается в виде пленчатой трубочки у основания 1-го цветка закладывается зародыш 2-го цветка, в пазухе его пленчатой трубочки 3-го цветка.

VI этап. Происходят процессы микро- и макроспорогенеза. На этом этапе столбик пестика приблизительно такой же длины, что и тычиночная нить внешнего круга. Тычиночные нити внутреннего круга превышают длину столбика пестика. Цветоножка еще не выражена, цветоккрыт пленчатой трубочкой, лепестки покрывают тычинки и пестик.

VII этап. Вытягивание органов цветка – столбика пестика, тычиночных нитей, лепестков и цветоножки. С ростом цветоножки цветок выходит за пределы пленчатой трубочки и прицветника. На этом этапе определяется разностолбчатость цветка. В цветках начинается процесс формирования гамет (гаметогенез).

VIII этап. Вынос бутонов за пределы прицветника, появление окраски венчика.

IX этап. Цветение и оплодотворение в пределах соцветия проходит не одновременно. За каждым прицветником формируется 7-9 цветков. Все последующие цветки – пазушные по отношению к ранее заложившемуся цветку. Каждый последующий цветок переходит к цветению после того, как заканчивается цветение цветков предыдущего порядка. Цветение в пределах растения идет снизу вверх.

X этап. Формирование плода, начало образования зародыша и эндосперма.

XI этап. Отложение питательных веществ в семени – молочная спелость.

XII этап. Превращение питательных веществ в запасные. На этом этапе заканчивается созревание семян

В пределах растения и каждого соцветия могут быть цветки, находящиеся на XII,XL,X,IХ VIII этапах органогенеза. Развитие большей части цветков не доходит до XII этапа и приостанавливается на более ранних этапах. Что и приводит к засыханию цветков, осыпанию завязи, формированию щуплых семян.

Особенности онтогенеза риса

История возделывания. Рис – одна из древнейших культур. Родиной его считают Индию, Вьетнам, Бирму. Полагают, что культурный рис произошел от дикого риса *Oryza sativa L. f. spontanea*, произрастающего в Южном Китае.

В Юго-Восточной Азии культура риса насчитывает не менее 4-5 тысячелетий, а фактически она возникла значительно раньше. В Египет и Испанию рис проник в начале VII в. На территорию современных среднеазиатских республик он завезен из Пенджаба, а в Закавказье – из Ирана.

Ботанические и биологические особенности. Рис посевной – *Oryza sativa L.* – однолетнее растение. Корни с относительно слаборазвитыми корневыми волосками проникают на глубину более 10 см, имеют развитую воздухоносную ткань – аэренихиму. Аэренихима имеется также в листьях, стеблях.

Зерно риса заключено в цветковые пленки. Масса 1000 семян 25-40 г. Пленчатость 18-25 %. Эндосперм плотный, роговидный.

Полиморфный вид – *Oryza sativa L.* – дифференцируют на два подвида, различающихся по длине зерновки: рис обыкновенный – *ssp. sativus* Gust. и рис короткозерный, или мелкий – *ssp. brevis* Gust. Рис обыкновенный делится на две ветви: индийскую (*indica*) – цветковые чешуи слабо опушены, зерновки тонкие и узкие, и японскую (*japonica*) – цветковые чешуи густо опушены, зерновки широкие, толстые. В пределах японской ветви выделяют еще рис обычный (*v. utilissima* L.) со стекловидным зерном и рис клейкий (*v. glutinosa* Lour) с мучнистым зерном, разваривающимся в клейкую массу.

При прорастании зерно риса поглощает 25-26 % воды (от своей массы). Минимальная температура прорастания 10-12°C. Скорость прорастания зерен зависит не только от температуры, но и от содержания кислорода в воде. Под водой рис всходит медленно, и при недостатке кислорода всходы получаются слабые, вытянутые, с плохо развитой корневой системой.

Рис – теплолюбивое растение короткого дня. В период от прорастания до кущения ему необходима температура не ниже 14-16°C, в фазе кущения – 16-18°C, во время выметывания и цветения – 18-20 °C и в начале созревания – 19-25 °C.

Наиболее благоприятная для риса в период от кущения до созревания температура 30-34 °C. При затоплении рис легко переносит повышение температуры до 37-40 °C. Низкие температуры сильно тормозят рост и развитие риса. При температуре ниже 17°C рис не дозревает. При снижении температуры во время цветения до 12 °C пыльники цветков не раскрываются и опыление не происходит. Рис резко реагирует на суточные колебания температуры. В этом смысле слой воды при затоплении выполняет определенную защитную функцию, в частности, он снижает колебания температуры почвы.

По ряду признаков рис занимает промежуточное положение между водными и наземными растениями. Возделывается он обычно как затопляемая культура. Транспирационный коэффициент его равен 450-600. Сосущая сила корней и листьев у риса низкая. Всасывание осуществляется всей поверхностью корня, имеющего мало корневых волосков. Большая потребность риса в регулярном и обильном водоснабжении объясняется низким содержанием воды в его тканях (на единицу сухого вещества приходится 2-3 единицы воды, в то время как, например, у пшеницы 4-5 единиц).

В условиях более жаркого климата Средней Азии и Закавказья, когда температура воздуха в июле и августе часто превышает биологический максимум для риса, проточная вода, покрывающая слоем рисовое поле, значительно снижает перегрев почвы и приземных слоев воздуха. Вместе с тем затопление способствует подавлению сорной растительности, рассолению солонцеватых почв и повышению относительной влажности приземных слоев воздуха. Для риса оптимальной влажностью воздуха считается 70-80 %.

На разных этапах вегетации рис потребляет неодинаковое количество влаги. Так, при прорастании семян надобности в затоплении нет. Напротив, без него семена прорастают дружнее, корневая система развивается лучше. Во время прорастания важно не допускать высыхания поверхностного слоя почвы, а в фазе всходов необходимо увлажнение почвы, не нарушающее доступа воздуха к корням.

В фазе кущения и при образовании стеблевых корней уже требуется небольшой слой воды (3-5 см), так как узел кущения образуется почти у поверхности почвы. В период от выхода в трубку до выметывания потребности в воде и повышенной и равномерной температуре почвы и воздуха сильно возрастают. При недостатке воды нарушается соотношение между фотосинтезом и дыханием (дыхание резко усиливается).

От цветения до созревания проходит 35-40 дней. После цветения потребность риса в воде падает, и к началу восковой спелости можно ограничиться только увлажнением почвы до 60-75 % ее влагоемкости.

Лучшими для возделывания риса считаются наносные почвы речных долин и приречных низин, связанные, слабоводопроницаемые, богатые иловатыми частицами; хорошо растет он на черноземах, глинистых, оглеенных почвах, богатых азотом, фосфором, известью и перегноем, на почвах, хорошодерживающих воду. Сильнозаболоченные, а также легкие песчаные почвы для риса непригодны.

Рис предпочитает слабокислые почвы ($\text{pH } 5,7$). Вполне могут быть использованы для его возделывания и засоленные почвы с предельной концентрацией вредных солей (хлористый и углекислый натрий) не более 0,5 %.

Фенологические фазы развития и роста. У риса отмечаются фенологические фазы:

прорастание, всходы, кущение, выход в трубку, выметывание, цветение и созревание.

Этапы органогенеза. Исследования процессов формирования органов плодоношения выявили, что растения риса проходят 12 этапов органогенеза (рис. 4).

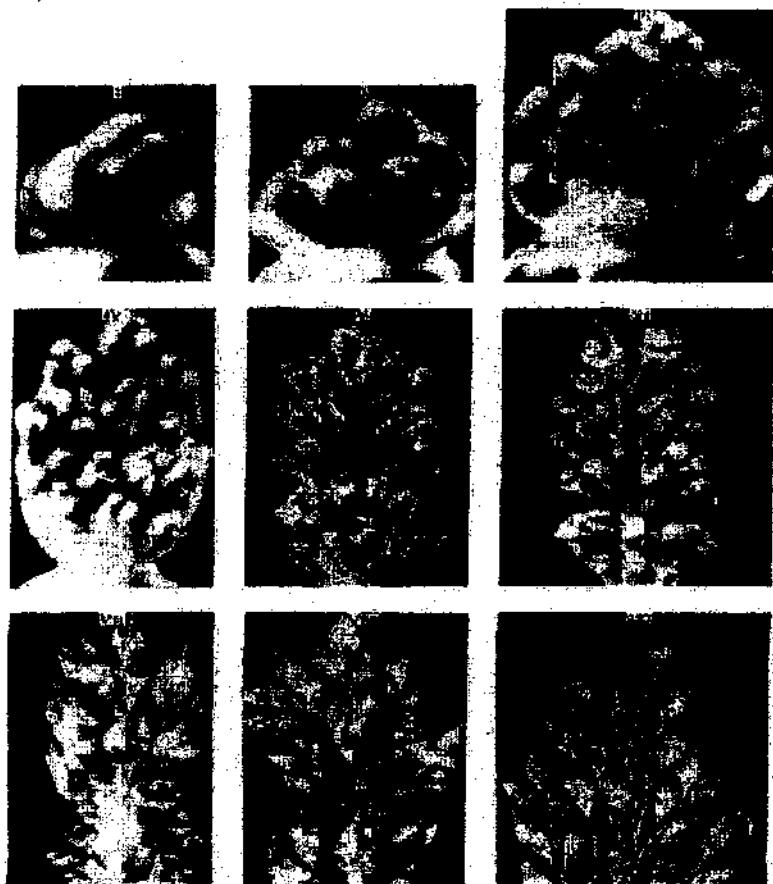


Рис. 4. Этапы органогенеза риса (по А. П. Сметанину):

I этап – формирование зародыша, начало прорастания зерновки; II этап – образование листовых бугорков и в их пазухах пазушных почек; III этап – начало дифференциации главной оси метелки; IV этап – ветвление метелки, появление веточек 2-го, 3-го и последующих порядков; V этап – формирование цветка, образование археспориальной ткани; VI этап – образование тетрад, рост членников и веточек метелки; VII этап – формирование гаметофита и интенсивный рост всех органов метелки; VIII этап – завершение процессов гаметогенеза в фазе выметывания; IX этап – цветение, опыление, оплодотворение.

I этап – формирование зародышевой почки семени, прорастание, появление всходов, развертывание 2-3-го листьев, закладка зачатков стеблевых листьев, которые прикрывают конус нарастания. На I этапе конус нарастания у риса очень мал и едва достигает длины 0,06 мм.

II этап начинается образованием листовых примордиев и заканчивается прекращением закладки листьев. В пазухах всех листьев формируются пазушные почки. При этом первая пазушная почка закладывается даже в пазухе колеоптиля, вторая – в пазухе зачаточного листового валика, из которого у риса не формируется листовой пластинки, и затем в пазухах всех вышележащих листьев, за исключением самого верхнего. Одновременно закладываются зачатки придаточных корней. II этап у побегов завершается с переходом терминальной части конуса нарастания к III этапу. Так как рис способен куститься, то II этап не совпадает с вегетативной фазой, в то время как главный побег переходит в III этап, боковые еще длительное время могут быть на II этапе в фазе кущения. Чем синхроннее идут процессы кущения, тем продуктивнее растение.

III этап – начало вытягивания конуса нарастания, дифференциация главной оси соцветия метелки. На III этапе в конусе нарастания проходит ряд физиологико-биохимических процессов, в результате чего клетки меристемы выходят из состояния покоя, интенсивно делятся и формируются веточки метелки. На III этапе закладываются основы продуктивности метелки. Чем длительнее этот этап и чем интенсивнее идет процесс формирования вдоль оси зачаточного соцветия конусов нарастания 2-го порядка, тем больше образуется веточек и тем продуктивнее становится метелка. Продолжительность III этапа у риса в значительной степени определяет и общую длину вегетационного периода.

IV этап – резко выраженный рост зачаточных веточек метелки и их последующее ветвление, т.е. появление веточек 2-го, 3-го и последующих порядков. Чем больше дифференциация и размеры конуса, тем больше возникает колосковых бугорков. Оптимальные условия для образования наибольшего числа веточек – умеренная температура, наличие в почве азота, достаточный слой воды и интенсивность фотосинтеза. При неблагоприятных условиях на этом этапе метелка получается неразвитенной.

V этап – формирование, цветков. Колоски риса одноцветковые, поэтому при дифференциации колоскового бугорка вначале обособляются две колосковые, а затем две цветковые чешуи. Внутри цветковых чешуи закладываются 6 тычиночных бугорков, в центре – пестичный бугорок. На V этапе образуются археспориальные ткани.

На VI этапе образуются тетрады. Наблюдается усиленный рост соломинки, начавшийся на V этапе.

На VII этапе формируется гаметофит и имеет место интенсивный рост верхних междуузлий стебля и органов метелки. Все органы цветка в этот период увеличиваются в длину в 3-5 раз. VIII этап — выметывание соцветия и завершение процессов гаметогенеза. IX этап — цветение, опыление и оплодотворение. Рис обычно цветет с 10 до 14 часов. Цветок раскрывается в течение часа. Так как в метелке имеются колоски разного возраста, то цветение ее длится несколько дней. Пыльца высывается через щель пыльника.

X этап — формирование предзародыша, зародыша и эндосперма; рост зерновки в длину до типичных для сорта размеров. Дифференциация предзародыша начинается через 4 дня после оплодотворения.

XI этап — молочная спелость, накопление пластических и минеральных веществ. В этот период очень важна хорошая обеспеченность посевов водой и минеральными веществами. При их недостатке на этом этапе значительно повышается процент так называемой «пустозерности».

XII этап — мучнистая спелость, которая завершается полной спелостью. На этом этапе питательные вещества переходят в состояние запасных веществ, зерновка теряет влагу.

X-XI и XII этапы в верхней части метелки совпадают с фазой цветения нижней ее части. Таким образом, цветение в пределах метелки может длиться до 35 дней.

РАЗДЕЛ 2. ЗЕРНОБОБОВЫЕ КУЛЬТУРЫ

Особенности онтогенеза гороха

К зерновым бобовым культурам относятся горох, чечевица, вика, чина, арахис, соя, фасоль, маш, нут, бобы, лобия (коровий горох, или вигна) и люпин, принадлежащие к семейству бобовые (Fabaceae). При высокой агротехнике горох оставляет в почве до 50–70 кг азота на 1 га и может быть хорошим предшественником зерновых и других культур. Немаловажное значение он имеет как царозанимающая культура и как зеленое удобрение (в поливном земледелии и в Нечерноземной зоне).

Горох (*Pisum L.*) относится к семейству бобовых (Leguminosae Tuss), подсемейству мотыльковые (Papilionatae) и представлен несколькими видами. Наиболее распространен горох культурный (*P. sativum*).

Горох – одна из древнейших культур, происходит из Индии и Афганистана. На территории нашей страны (в европейской части и на территории Белоруссии) возделывался уже в VI–VIII вв.

Ботанические и биологические особенности. В нашей стране в культуре известны два вида гороха: горох посевной (*Pisum sativum L.*) и горох полевой, или пельюшка (*Pisum arvense L.*). Некоторые ботаники считают эти виды подвидами одного вида – *Pisum sativum L.*

Горох *посевной* имеет белые цветки, зеленые (без антоциана) листья, шаровидные, гладкие (иногда морщинистые) семена с бесцветной кожурой и светлыми (редко темными) рубчиками. Масса 1000 семян от 150 до 300 г. Этот вид гороха наиболее распространен в культуре.

Горох *полевой*, или *пельюшка*, – цветки фиолетовые, реже красные, листья зеленые с фиолетовыми (антоциановыми) пятнами на стебле и у основания прилистников. Семена округлоугловатые, с небольшими вмятинами, с коричневым или черным рубчиком. Кожура серо – зеленая, бурая или черная, часто с крапчатым рисунком.

Горох полевой менее требователен к почвам и распространен в западных и северных областях бывшей СССР, особенно на песчаных торфяных почвах. Горох полевой возделывают для кормовых культур и в качестве зеленого удобрения.

Каждый из этих видов гороха по строению бобов можно разделить на две группы: лущильную и сахарную. В створках бобов сахарного гороха нет пергаментного слоя. Недозрелые бобы могут использоваться для продовольствия и в консервной промышленности (лопатки гороха).

Горох – растение холодостойкое, сравнительно малотребовательное к теплу. Вегетационный период его, в зависимости от сорта и условий, колеб-

ляется от 70 до 140 дней. Возделывают горох вплоть до северных границ земледелия – 68 с. ш.

Семена начинают прорастать при температуре 1-2 °С (мозговые и сахарные при 4-5 °С). Всходы способны в ряде случаев выдерживать морозы до 8-12 °С. В Закавказье и в Средней Азии возделывают озимые сорта пельюшки, способные перезимовать в мягкие зимы. В средней и северной частях бывшей СССР более устойчивы к заморозкам кормовые сорта гороха (пельюшки). При температуре -2, -3 °С в период плодоношения недозревшие бобы подмерзают.

Горох относится к светолюбивым растениям длинного дня, вследствие чего в северных областях его развитие относительно ускоряется. Для гороха характерно самоопыление, но в сухую и жаркую погоду нередко наблюдается перекрестное опыление. При сравнительно слабой корневой системе растения за короткий период развиваются большую зеленую массу. Этим отчасти объясняется большая требовательность его к влажности и плодородию почвы. Горох обладает высокой продуктивностью фотосинтеза.

При прорастании семена поглощают около 110 % воды относительно своей массы. Особенно большие требования к влаге горох предъявляет до начала цветения. Цветение длится 10-30 дней, при засухе – 6-8 дней. Образование корневых клубеньков начинается с фазы 5-8 листьев.

Лучше всего горох удается на высокоплодородных "пшеничных" почвах, в частности на черноземах средней вязкости, достаточно влажных и богатых известью. Плохо растет на плотных, тяжелых, а также на легких песчаных, на солонцеватых и заболоченных почвах с близким залеганием грунтовых вод (на глубине 60-80 см). Благоприятная кислотность почвы pH 6-7.

По засухоустойчивости горох превосходит бобы, вику и люпин, но уступает чечевице, нуту и чине. Транспирационный коэффициент гороха 400-589. Внесение фосфора и калия сокращает расход воды растениями на 6-10 %.

В засушливых условиях горох лучше возделывать на пониженных местах, где он меньше страдает от засухи. В северных же районах посевы его следует размещать на более возвышенных местах с легкой почвой.

Самые опасные вредители гороха – гороховая зерновка и гороховая тля. В борьбе с ними эффективны краевые (40-60 м) или сплошные обработки посевов фосфорорганическими препаратами в фазе бутонизации гороха.

Фенологические фазы роста и развития. В жизненном цикле растения гороха проходят фенологические фазы всходов, стеблевания, бутонизации, цветения и созревания.

Горох, как и другие покрытосеменные растения, в процессе индивидуального развития проходит 12 этапов органогенеза (рис.5).



Рис. 5. Фазы развития и этапы органогенеза гороха посевного
(по Е. И. Ржановой):

1 – прорастание семян, 1а – конус нарастания на I этапе; 2 – всходы, 2а – конус нарастания верхушечной почки главного побега на II этапе; 3 – верхушечная почка побега; 4 – рост стебля (стеблевание), 4а – конус нарастания на III этапе, 4б ~ IV этап; 5 – дифференциация цветка на V этапе, 5а – открытый цветок (подэтап V₀), 5б – заложение органов цветка (подэтап V₁), 5в – цветок, закрытый чашелистиками (подэтап V₂), 5г – пестик на подэтапе V₂, 6 – тычинки наружного и внутреннего кругов на подэтапе V₂, 6а – пестик в конце подэтапа V₂.

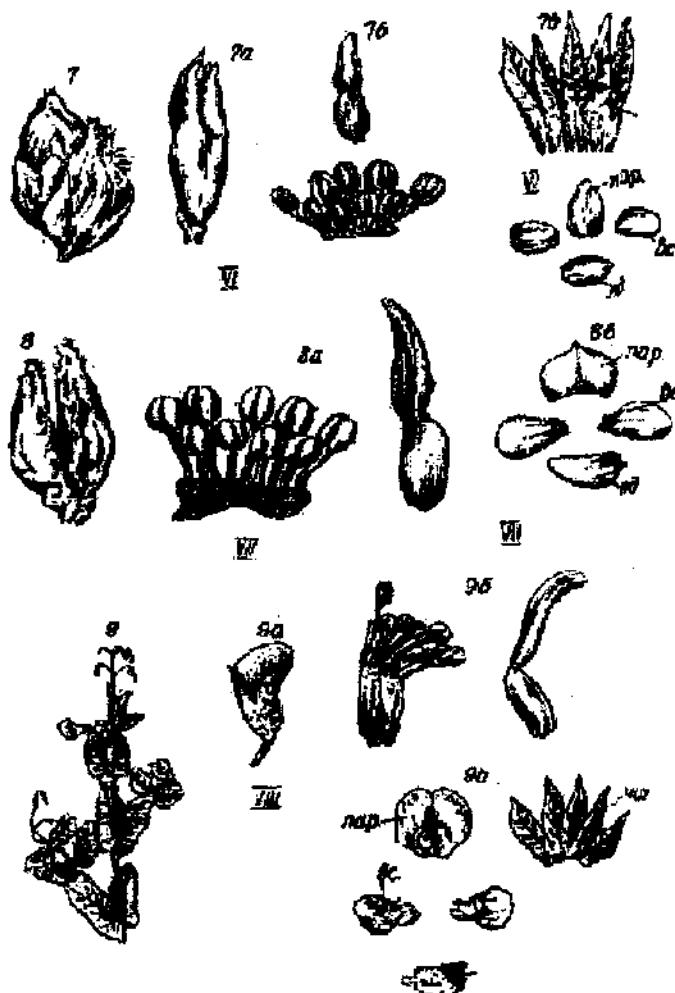


Рис. 5. Продолжение:

7 – общий вид почки на VI этапе, 7а – отдельный цветок на VI этапе, 7б – пестик и тычинки на VI этапе, 7в – чашечка и элементы венчика на VI этапе; 8 – цветки (бутоны) на VII этапе (без чашелистиков), 8а – тычинки на VII этапе, 8б – пестик и элементы венчика на VII этапе; 9 – VIII этап – фаза бутонизации, 9а – окрашенный бутон перед началом распускания цветка, 9б – тычинки и пестик на VIII этапе, 9в – элементы венчика на VIII этапе: чм. – чашечка, пар. – парус, вс. – весла, лд. – лодочка.

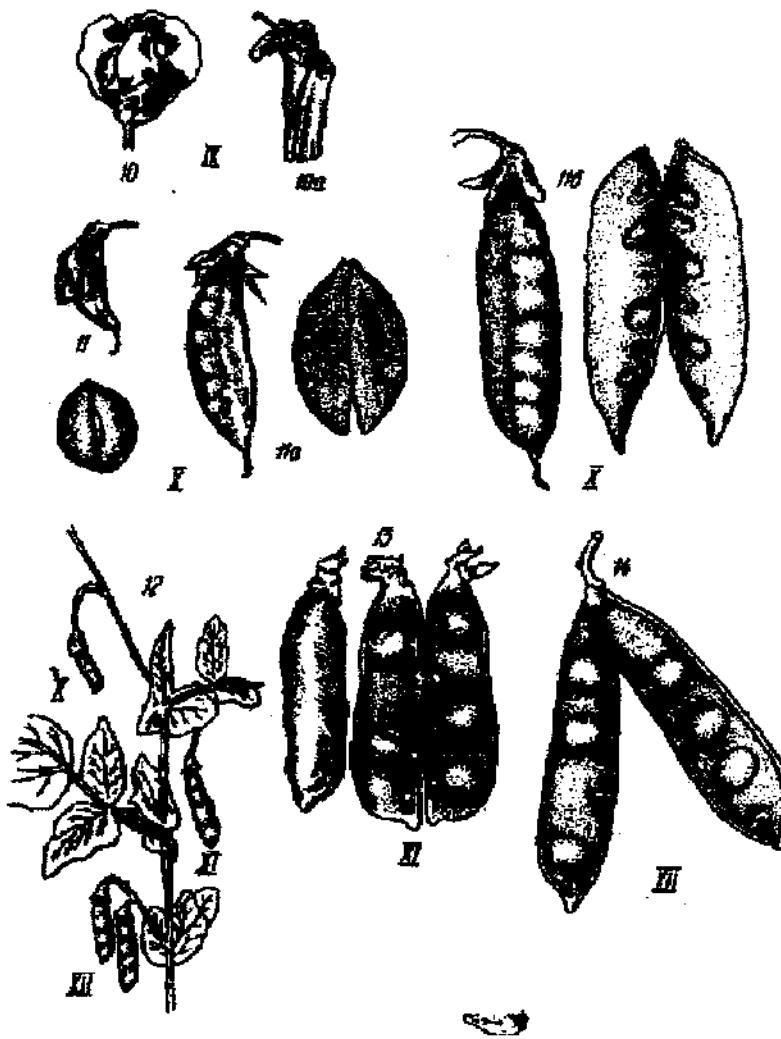


Рис. 5. Продолжение:

10 – цветок на IX этапе (цветение), 10а – тычинки и пестик; 11 – плоды и семена в начале X этапа, 11а – плоды и семена в середине X этапа; 11б – семена и плоды в конце X этапа; 12 – побег в фазе плодоношения; 13 – плод и семена на XI этапе; 14 – плод и семена на XII этапе.

I этап. Растение находится в фазе прорастания семян. Для этого этапа характерен гетеротрофный тип питания, т.е. рост почечки и корешка идет в основном за счет запасных питательных веществ семядоли. Все физиологические функции осуществляются органами, сформировавшимися еще на материнском растении.

II этап. В фазе всходов конус нарастания верхушечной почки главного побега находится на втором этапе органогенеза. Этот этап характеризуется тем, что помимо зародышевых листьев на конусе нарастания образуются новые листья, растут междуузлия стебля. В пазухах листьев закладываются боковые почки. Верхушечная почка побега в это время плотно закрыта прилистниками верхнего, еще неразворнутого листа. Биологический контроль, проводимый на этих этапах органогенеза, очень важен для оценки состояния всходов. При проведении биологического контроля на II этапе особенно большое внимание должно быть уделено верхушечной почке главного побега. К моменту появления всходов верхушечные почки у разных сортов гороха различают по размерам, компактности и степени защищенности конуса нарастания низовыми листьями, а также по количеству листьев в почке. По этому признаку все сорта распределяют на 4 группы: 1) с почками крупными, плотными, закрытыми одним низовым листом; 2) с почками крупными, компактными, закрытыми двумя низовыми листьями; 3) с почками очень маленькими, узкими, закрытыми также одним листом.

Защищенность конуса нарастания главного побега в период прорастания и появления всходов определяется темпами роста 2-го междуузлия, а вследствие этого и расположением низовых листьев на стебле.

На II этапе органогенеза помимо верхушечной почки следует просматривать боковые пазушные почки, определяющие потенциальные возможности ветвления. Установлена прямая связь между продолжительностью II этапа и интенсивностью развития боковых почек при повреждении конуса нарастания главного побега. Как правило, низкая регенерационная способность у растений гороха связана с быстрым прохождением II этапа.

III этап. У основания верхушечного конуса нарастания в пазухах примордиальных листьев образуются боковые конусы нарастания осей 2-го порядка.

IV этап. В результате последующей дифференциации конусов нарастания осей 2-го порядка формируются зачаточные соцветия. В связи с тем, что у гороха на оси зачаточного соцветия закладывается не более 2-х цветков, III-IV этапы проходят быстро.

V этап. Образование цветков. По состоянию роста отдельных элементов цветка и дифференциации цветковых бугорков V этап делится на 3 подэтапа: V_0 – заложение чашелистиков, когда средняя часть бугорка остается еще гладкой, недифференцированной; V_1 – заложение и рост тычинок, пестика, лепестков (но цветок еще открыт); V_2 – усиленный рост чашелистиков и дальнейшая дифференциация тычинок и пестиков. Края плодолистика в это время еще не сросшиеся, в завязи пестика начинают закладываться семяпоч-

ки. В конце подэтала в пыльниках и семяпочках образуется археспориальная ткань. Зачаточные цветки полностью закрываются чашелистиками и таким образом формируются бутоны (фаза скрытой бутонизации).

VI этап. Появление материнских клеток пыльцы. В конце VI этапа в пыльниках формируются тетрады и образуется одноядерная пыльца.

VII этап. Происходит формирование мужского и женского гаметофитов, образуется двуядерная пыльца, идет усиленный рост всех органов цветка и особенно тычиночной трубы. На VI и VII этапах верхушечная почка становится более рыхлой и менее защищенной. Это обусловлено тем, что в этот период прилистники начинают развертываться быстрее, чем листья. III-VII этапы соответствуют фенологической фазе стеблевания.

VIII этап. Совпадает с фенофазой бутонизации. К этому времени венчик выступает за края чашечки больше, чем на половину. Лепестки становятся белыми и полностью сформированными. В конце VIII этапа пыльники лопаются, и происходит опыление. Пыльца в это время двуядерная, генеративное ядро продолговатой формы.

IX этап. Соответствует фазе цветения. Поскольку опыление осуществляется в конце фазы видимой бутонизации (VIII этап), то в фазу цветения тычинки и столбик с рыльцем увядают, а завязь после оплодотворения начинает усиленно расти.

X этап. Рост створок плода (боба) в длину и ширину. Помимо роста плодов в это время формируются органы зародыша семени. Этот этап у гороха по сравнению с другими зернобобовыми культурами хорошо выражен и соответствует фенофазе "образование лопатки".

XI этап. Характеризуется интенсивным притоком пластических веществ к семядолям зародыша, в связи с чем заметно увеличиваются размеры семян, что соответствует фазе молочной спелости .

XII этап. Соответствует фазе созревания – восковой и молочной спелости семян.

Аналогично проходят этапы органогенеза и у фасоли, жизненный цикл которой состоит также из 12 этапов органогенеза.

Особенности онтогенеза сои

Родиной сои считают Юго-Восточную Азию. В Китае она была известна за 6000 лет до н.э. В Европу культура проникла в конце XVIII в. На Дальнем Востоке русские переселенцы возделывали ее с давних пор.

На земном шаре посевы сои занимают 44 млн. га. Основными производителями ее являются США (23 млн. га.), Китай (14 млн. га.), Бразилия (2,3 млн. га.), возделывают сою в Индии, Японии, Корее, Вьетнаме, Индонезии, а также в странах Европы, Северной Африки, Австралии, в Северной и Южной Амери-

ке. В мировом земледелии соя – одна из главных зерновых бобовых масличных культур. Средняя урожайность семян сои в мире 14,5 ц с 1 га.

Ботанические и биологические особенности. Соя относится к роду *Glucine* L., семейству *Papilionaceae*. В род *Glucine* входят более 40 видов, половина которых произрастает в Африке. Соя культурная (*Glycine hispida* Maxim.) – растение семейства бобовых (*Fabaceae*), представляет значительный интерес.

Культурная соя – однолетнее растение до 1 м высотой, иногда выше. Корневая система хорошо развита. Стержневой корень непосредственно в зоне корневой шейки сильно ветвится, образуя большое число боковых корней, длина которых в начальный период роста превышает длину главного корня. Они составляют до 60 % корневой массы. Стебель толстый, грубый, ветвящийся в нижней части, кверху утончающийся, иногда завивающийся, покрытый грубыми волосками. Листья тройчатые с крупными яйцевидными или овальными листочками, боковые листочки часто асимметричны. Цветки в кистеобразных пазушных соцветиях, венчик белый или фиолетовый. У большинства сортов отмечено самоопыление, но встречается и перекрестное опыление. Бобы прямые или серповидные, опущенные. Семена шаровидные, овальные, удлиненные, различной окраски, одноцветные или мозаичные.

Соя – теплолюбивая и влаголюбивая культура. Особенную потребность в тепле испытывает в период цветения и созревания бобов (18-25° С). Похолодание задерживает рост и развитие растений. Семена сои начинают прорастать при температуре 6-8° С. Весенние заморозки до 2,5 ° С всходы переносят хорошо. Наибольшую потребность во влаге растения сои испытывают во время цветения и налива бобов. Коэффициент транспирации около 600. Фаза цветения длится 15-40 дней, а у поздних сортов – до 80 дней. Соя – растение короткого дня.

Лучшие почвы для сои – суглинистые и супесчаные черноземы, хорошо удастся она и на других почвах, за исключением солонцеватых, тяжелых и очень легких, кислых и заболоченных. Благоприятные почвы с реакцией, близкой к нейтральной (рН 6,5 – 7).

Фенологические фазы роста и развития. В течение вегетации у сои отмечают следующие фенологические фазы роста и развития: прорастание семян, всходы, 3-й настоящий лист, ветвление, стеблевание, бутонизация, цветение, фазы зеленой, сизой и бурой спелости бобов.

Растения сои, также как и другие покрытосеменные растения, проходят 12 этапов органогенеза (рис. 6).

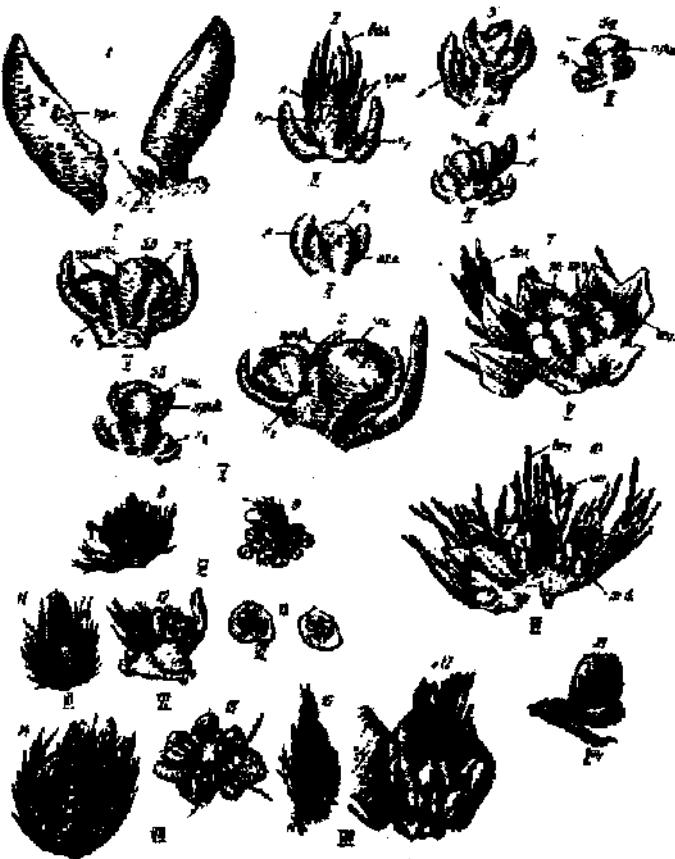


Рис. 6. Основные этапы органогенеза сои (по Ф. М. Куперман):

1 – I этап, конус нарастания главного стебля; 2 – пазушная почка на II этапе, внизу – конус нарастания пазушной почки на II этапе; 3 – пазушная почка (побег 2-го порядка), конус нарастания на III этапе; 4 – дифференциация лопастей соцветия – IV этап; 5а – V этап, закладка и дифференциация цветковых (пестичных и тычиночных) бугорков, рост чашелистиков, 5б, 5в – внешний вид зачаточных бутонов; б – зачаточный бутон с отвернутыми чашелистиками; 7 – конец V этапа; 8 – внешний вид зачаточного бутона; 9 – его внутренний вид; 10, 11, 12 – бутоны на VI этапе (внешний и внутренний вид); 13 – тетрады на VI этапе; 14, 15 – внешний и внутренний вид бутона в начале VII этапа; 16, 17 – внешний и внутренний вид бутона в конце VII этапа; 18 – VIII этап – раскрытие цветка при полной готовности к цветению; к1, к2, к3 – конусы нарастания 1-го, 2-го и 3-го порядков, прл. – прилистник, л. – лист, вол. – волосок, прицв. – прицветник, п.б. – пестичный бугорок, т.б. – тычиночный бугорок, чм – чашечка.

I этап. Недифференцированный конус нарастания; этап проходит очень быстро и соответствует фазе прорастания.

II этап. Идет закладка настоящих листьев и боковых пазушных почек. На этом этапе решающее значение имеют длина дня и температура: при оптимальных температурах четко проявляется зависимость развития от длины дня. В условиях пониженных температур растения задерживаются в развитии. По продолжительности II этапа можно в значительной степени характеризовать длину вегетационного периода сорта в целом: чем длиннее II этап, тем позднеспелее сорт.

III этап. Отмечается замедленным формированием листьев на побеге и увеличением в размерах конуса нарастания.

IV этап. Формирование прицветников и цветковых бугорков.

V этап. Последовательная дифференциация органов цветка. У сортов со скрытой верхушкой стебля конус нарастания главного стебля дифференцируется, и в нем прекращается образование листьев, тогда как у сортов с выступающей верхушкой стебля этот процесс отмечается лишь на VII этапе. На V этапе требовательность растений сорн к теплу и длине дня снова повышается. От степени приспособления сортов к этим условиям зависят различия в продолжительности V этапа у разных сортов. Поэтому V этап, также как и II, влияет на продолжительность вегетационного периода сорта.

VI этап. Формируются материнские клетки пыльцы.

VII этап. Характеризуется интенсивным ростом всех ранее заложившихся элементов цветка и интенсивным ростом стебля у сортов со скрытой верхушкой стебля. Этот этап совпадает с фазой бутонизации.

VIII этап. Конец бутонизации.

IX этап. Цветение. Внешне как этап не отмечается, а оплодотворение осуществляется в еще закрытом бутоне, почти одновременно с завершением VIII этапа.

X этап. Формирование и рост плода.

XI этап. Увеличение размеров семян и накопление в них питательных веществ.

XII этап. Превращение питательных веществ в запасные. Фаза полного созревания семян.

Раздел 3. КЛУБНЕКОРНЕПЛОДЫ

Особенности онтогенеза клубнеплодов

К группе клубнекорнеплодов относятся культуры, входящие в различные семейства, роды и виды. Однако их объединяют лишь качества основного продукта и приемы возделывания.

Группу клубнеплодов составляют картофель и земляная груша (топинамбур). Клубни их богаты углеводами. Сюда относятся также батат (сладкий картофель), широко возделываемый в Бразилии, Индии, Индонезии, Китае, Конго, США, Японии и в других странах.

Родиной картофеля считают Южную Америку (Чили, Перу). Из Чили картофель в 1565 г. был завезен в Испанию, откуда проник в Италию, на юг Франции, в Голландию и другие страны Европы. В Россию завезен Петром I из Голландии (1710 – 1725 гг.), со второй половины 60-х годов XVIII в. он широко распространился не только на территории европейской части России, но и в Сибири.

Вследствие своей пластичности и разнообразия сортов, картофель в настоящее время возделывается во всех странах мира – от 71° с. ш. до 46° ю. ш., а также в горных районах и на побережье Средиземного моря. Общая площадь его в мировом земледелии составляет 23 млн. га, а валовой сбор – 307,9 млн. т. Значительные площади картофель занимает в Европе (35 % всех его посадок), в Китае и США.

Картофель выращивают от Заполярья до южных границ Закавказья и Средней Азии на площади 6,9 млн. га. Валовой сбор его за десятую пятилетку составил 82,5 млн. т. Наиболее крупные площади его сосредоточены в Белоруссии, на Украине, в Прибалтике, в центральной части Нечерноземной зоны. Большое распространение картофель получил в Центрально – Черноземной зоне, Поволжье, Башкирской АССР, на Урале, в Сибири, на Дальнем Востоке. Возделывают его и в Средней Азии.

Ботанические и биологические особенности. Картофель принадлежит к роду *Solanum*, семейству пасленовых (*Solanaceae*).

Культурный картофель – *Solanum tuberosum* L. – клубненосное растение. Благодаря научным экспедициям и интродукционной работе советских ученых (Н. И. Вавилов, С. М. Букасов, С. В. Юзепчук, П. М. Жуковский и др.) был открыт ряд новых видов дикого и культурного картофеля в Центральной и Южной Америке, до этого времени никому не известных – *Solanum demissum*, *S. Andigenum*, *S. Curtibobium* и др., которые с успехом используются для гибридизации и создания ценных морозостойких, фитофторо- и ракоустойчивых сортов.

В пазухах зачаточных листьев подземной части стебля культурного картофеля формируются клубненосные побеги – столоны, на концах которых завязываются клубни. На одном стебле образуется 6-8 столонов, которые могут ветвиться.

Культурный картофель – обычно самоопыляющееся растение. Вследствие довольно распространенной мужской стерильности он часто не образует семян. Плод картофеля – сочная, двухгнездная ягода. Масса 1000 семян около 0,5 г.

Картофель размножают вегетативным путем – клубнями или его частями. Разработаны приемы его выращивания из ростков, черенков и семян.

Растения, вырастающие из семян, вначале образуют росток с двумя семядолями и зародышевым стержневым корешком. В дальнейшем корки появляются на подземной части стебля и столонах, как и при выращивании картофеля из клубней.

Корневая система картофеля мочковатая, она проникает в почву не-глубоко, размещаясь, главным образом, в пахотном горизонте, и только отдельные корни уходят на глубину 100-150 см. В горизонтальном направлении корни уходят от куста на 50 см.

Исследования показали, что корневая система картофеля наиболее нарастает в начальные фазы своего развития, достигая максимума к периоду бутонизации – начала цветения. Значительная часть их размещается в слое 0-10 см, что необходимо учитывать при проведении междурядных обработок.

Высокая активность корней сохраняется и во время массового клубнеобразования, что свидетельствует о жизнедеятельности корневой системы картофеля, способной поглощать питательные элементы даже в конце вегетации.

Корневая система картофеля отличается довольно высокой поглотительной способностью, особенно по отношению к фосфору.

Клубень картофеля – утолщенное окончание подземного стеблевого корня (столона). В пазухах редукционных листьев клубня находятся глазки, располагающиеся по спирали по всему клубню. У большинства сортов глазки сидят в углублениях (за бровкой) и имеют обычно по три почки, из которых прорастает, как правило, одна, наиболее жизнеспособная. Наибольшее количество жизнеспособных почек находится у верхушки клубня, наименьшее – у его основания.

По форме клубни округлые, овальные и удлиненные, по окраске светло- и темно-красные, розовые, желтые, белые, светло- и темно-синие или пестрые.

На поверхности клубня заметны небольшие светлые чечевички, через которые происходит дыхание и испарение влаги из клубня. Клубень картофеля являющийся видоизмененным стеблем, напоминает его по анатомическому строению. Эпидермис молодого клубня впоследствии заменяется опробковевшей перидермой. Под пробковым слоем располагается паренхима коры, слой образовательной ткани, за ним идет кольцо сосудисто-волокнистых пучков. Сердцевина состоит из клеток, заполненных крахмалом, но содержание крахмала в ней меньше. Крахмальные зерна картофеля слоистые, величина их зависит от сорта и условий возделывания.

Содержание крахмала в клубнях картофеля колеблется от 12-14 % (столовые сорта) до 22-25 % и даже 29 % (технические).

Картофель – довольно теплолюбивая культура. Высаженные клубни начинают прорастать при 6-7°C. Чем выше температура почвы, тем раньше появляются всходы, тем быстрее растет и зацветает картофель. Благоприятной температурой для прорастания считается 13-15°C. При низкой температуре и высокой влажности почвы клубни картофеля загнивают. Всходы обычно появляются через 18-20 дней, в холодную погоду – через 25-30 дней. Клубни, предварительно выдержаные на свету, дают всходы через 12-15 дней.

Весенние заморозки ниже -3°C убивают всходы, однако позднее клубни дают новую поросль. Осенние заморозки той же силы убивают ботву, но клубни остаются жизнеспособными. При понижении температуры почвы до -2°C клубни замерзают и теряют способность к прорастанию. Поздние сорта, как правило, отличаются большей холодаустойчивостью. При температуре от 0 до -1°C в клубнях начинает накапливаться сахар вследствие снижения расхода его на дыхание и перехода крахмала в сахар. Клубни становятся сладковатыми и невкусными. Если такие клубни выдержать 5-10 дней при комнатной температуре, сладкий вкус исчезает, т. к. с возобновлением дыхания сахар израсходуется.

После высадки в почву обычно прорастают почки верхушечных глазков клубней картофеля, но могут прорастать и другие почки. На этом свойстве основана посадка картофеля резаными частями, глазками и ростками. При посадке целыми клубнями значительное количество почек остается в состоянии покоя.

Цветение у картофеля наступает через 30-35 дней после всходов. Некоторые сорта совсем не цветут или образуют только бутоны, позже опадающие.

Продолжительность вегетационного периода картофеля в зависимости от сорта, почвенно-климатических и агротехнических условий варьирует от 60 до 180 дней. Отмирание ботвы наблюдается только у скороспелых сортов, позднеспелые сорта обычно сохраняют зеленую ботву до заморозков.

Образование клубней начинается в конце бутонизации – начале цветения. В этот период определяется и их число. Окончательная величина клубней и урожайность устанавливаются позже – в конце вегетации до отмирания ботвы (сентябрь) и зависят от погодных условий июля – августа (нужна хорошая обеспеченность влагой). Суточный прирост массы клубней на один куст в августе – сентябре может достигать 30-35 г, прирост крахмала 0,3-0,5 %. В средней полосе РСФСР наибольший прирост клубней приходится на период с 25 июля по 10 сентября.

Наиболее благоприятные условия для образования клубней и накопления крахмала складываются при температуре почвы 17-18°C при достаточном освещении и влажности почвы. Для фотосинтеза наиболее благоприятна температура 22-25°C. Высокие температуры (более 30 °C) парализуют ассимиляционные и ростовые процессы, рост клубней прекращается, накопление крахмала затухает, усиливается вырождение картофеля. Однако при достаточном увлажнении почвы, при хороших запасах питательных веществ и

других благоприятных условиях отрицательное действие высоких температур значительно ослабляется.

Картофель – светолюбивое растение. В затененных местах ботва сильно вытягивается, цветение нарушается, образование клубней запаздывает, и урожай снижается.

Большинство сортов картофеля – растения длинного дня, и лишь некоторые сорта (и виды) короткодневные. Длинный день ускоряет развитие, благоприятствует обильному цветению и мощному развитию листьев и стеблей.

К влаге картофель очень требователен. Транспирационный коэффициент его 400-550. Особенно необходима растениям влага в период усиленного роста ботвы и образования клубней.

Жизненный цикл картофеля укладывается в 12 этапов органогенеза (рис. 7).

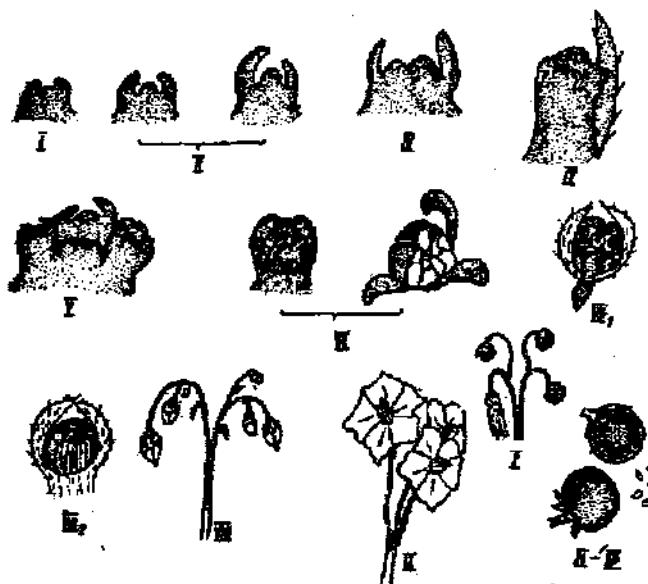


Рис. 7. Основные этапы органогенеза картофеля
(по Н.Л. Бербекову и Н.В. Савинской):

I – недифференцированный конус нарастания; II – начало дифференциации зачаточного стебля; III – начало сегментации конуса нарастания; IV – начало дифференциации лопастей соцветия; V – начало дифференциации органов цветка; VI – формирование генеративных органов; VII – усиленный рост покровных органов; VIII – завершение формирования бутонов, рост венчика; IX – цветение; X – начало формирования плода; XI, XII – формирование плода.

I этап. При прорастании семян картофеля развитие начинается с I этапа, а при размножении – с I, а иногда со II этапа. На клубне находятся сформированные почки с конусами нарастания на I-II этапах органогенеза. Характерно, что конус нарастания сеянцев на I этапе чрезвычайно мал, тогда как конус нарастания почечки клубня имеет больший размер.

II этап. Этот этап наиболее продолжительный. К нему растения переходят с появлением первых настоящих листьев. Конус нарастания на II этапе в фазе 5-7 настоящих листьев приобретает более выпуклую форму. В нижней части конуса нарастания стебель дифференцируется на узлы и междуузлия, листья приобретают расчлененную форму. При размножении клубнями процесс прорастания начинается с первого этапа, затем растения быстро переходят ко второму этапу.

У скороспелых сортов росток развивается со II этапа, который продолжается до фазы 8-9 листьев. Проращивание клубней картофеля позволяет значительно сократить продолжительность I-II этапов за счет формирования еще до высадки клубней в поле зачаточных побегов междуузлиями.

III этап. Конус нарастания дифференцируется на зачаточные узлы и междуузлия будущего соцветия, что аналогично III этапу развития злаковых, бобовых и других растений.

На втором этапе начинается процесс клубнеобразования. Он носит длительный характер и практически продолжается до XII этапа.

IV этап. В пазухах прицветника формируются цветковые бугорки. Сначала развивается бугорок нижнего цветка, ниже которого впоследствии разрастается цветоножка.

V этап. Формирование покровных органов цветка и его генеративных элементов, первоначально в основании цветкового бугорка закладывается 5 чашелистиков, которые затем срастаются друг с другом. После дифференциации чашелистиков образуются бугорки (5 лепестковых и 5 тыльниковых).

VI этап. Проходят процессы микро- и макроспорогенеза. В тыльнике образуются материнские клетки пыльцы, в завязи – зародышевый мешок. Пыльники приобретают окончательную форму, цветок закрывается чашечкой, в конце VI этапа в материнских клетках пыльца происходит редукционное деление.

VII этап. Гаметогенез. В тыльниках формируется одноядерная пыльца. Происходит усиленный рост соцветия и покровных органов цветка.

VIII этап. Завершаются процессы формирования всех органов соцветия. Из чашечки как бы выходят лепестки венчика, а из тыльников – столбик пестика с рыльцем. Нередки случаи, когда он проходит даже через закрытый еще венчик. На этом этапе в тыльниках пыльца из одноядерной становится двуядерной. VIII этап соответствует фазе бутонизации.

IX этап. Цветение и оплодотворение.

X этап. Проходят ростовые и формообразовательные процессы.

XI этап. Сопровождается усиленным накоплением запасных питательных веществ в семени. Определяется этот этап появлением на растениях картофеля зеленых ягод, хотя процент завязывания их незначительный.

XII этап. Завершается процесс дифференциации зародыша и эндосперма семени. Соответствует фазе полного созревания семян. После созревания

плода у картофеля боковые побеги с конусами нарастания в пазухах листьев не отмирают; все пазушные почки главного побега остаются живыми, постепенно формируя вегетативные органы.

В жизненном цикле картофеля различают четыре периода, каждый из которых характеризуется формированием морфологических структур и специфичностью физиологических процессов.

Первый период – прорастание почек клубней и появление всходов (I – начало II этапа органогенеза). В это время используются питательные вещества, вода материального клубня, усиленно формируется корневая система.

Второй период начинается с появления первых зеленых листьев (II – VI этапы органогенеза). В этот период усиленно развиваются стебли и листья, а также образуются столоны. Для разных сортов второй период проходит неодинаково: чем скороспелее сорта, тем раньше начинается клубнеобразование. На продолжительность второго периода в значительной степени влияют почвенно-климатические условия.

Третий период морфологически определяется как вступление растений в фазу бутонизации (VII–VIII этапы органогенеза). Увеличивается потребность в питательных веществах, во влаге и других факторах: продолжает нарастать надземная масса. Завершается период пожелтением нижних листьев и замедлением роста клубней. Третий период – наиболее важный в клубнеобразовании. В это время крахмалистость картофеля за декаду возрастает на 3-4 % при суточном накоплении его 0,3-0,4 %. По данным А.Г. Лорха, прирост массы клубней на 1 га за 5 дней может составить 10т.

Особенности онтогенеза корнеплодов

Корнеплодная свекла появилась в XVIII в. в результате отборов из естественных гибридов листовой свеклы с низкосахаристой, но продуктивной корнеплодной свеклой кормового типа.

Наличие сахараозы в корнях сахарной свеклы было открыто в 1747 г., возможность же получения сахара из свеклы доказана позже – в конце XVIII в.

Мировая площадь посевов сахарной свеклы составляет более 9 млн. га. В настоящее время наибольшие площади ее находятся на территории бывшей СССР, Германии, США, Франции, Чехословакии, Польши, Венгрии, Румынии, Италии и Великобритании. В России свеклу начали возделывать после того как М.Г. Павловым была установлена возможность выращивания ее под Москвой. В 1802 г. в селе Алибьеве (Тульская губерния) был построен первый сахарный завод.

Ботанические и биологические особенности. Род свекла – *Beta*, относящийся к семейству маревые (*Chenopodiaceae*), представлен однолетними и многолетними видами.

Сахарная свекла – *Beta vulgaris L. var. saccharifera* – двулетник. К виду *B. vulgaris* относятся подвиды: свекла листовая – var. *cicla*, столовая – var. *esculenta* и кормовая – var. *crassa*.

В первый год жизни сахарная свекла образует утолщенный корнеплод (корень), богатый сахаром и другими питательными веществами. От корнеплода отходят длинные боковые корешки, достигающие глубины 2,5 м и отходящие в стороны на 50-60 см. На верхушке корнеплода образуется розетка прикорневых листьев (от 20 до 50, иногда до 90). Листья сердцевидной формы, черешковые, с гладкой или гофрированной поверхностью, края листа волнистые. Длина отдельных листьев достигает 100 см. Не все листья сохраняются в течение вегетации, часть их рано отмирает. Наиболее продуктивны листья 10-25-го яруса, они дольше фотосинтезируют. Из почек, которые формируются у основания каждого листа, на следующий год развиваются цветоносные побеги, достигающие высоты 160 см и более. Листья нижних ярусов крупные, черешковые, а чем ближе к верхушке, тем их размеры становятся меньшие, они переходят в прицветники. У многосеменных сортов цветки формируются в верхней части цветоносов, в пазухах прицветников группами по 3-4 (а иногда до 7-10), у односеменной свеклы цветки одиночные. Соцветие – мутовчатая колосовидная кисть. Цветки обоеполые, с зеленым чашечковидным околоцветником пятерного типа. Опыление перекрестное, при помощи ветра и отчасти насекомых. Обычно цветение начинается в середине июня (в средних широтах) и продолжается от 15 до 40 дней.

Плод сахарной свеклы – орешек. При созревании плоды желтеют и срастаются в соплодия – клубочки (у многосеменной свеклы), состоящие из 2-6 орешков, обрамленных одревесневшими чащелистиками. Эти соплодия и служат посевным материалом для получения корнеплодов фабричной свеклы. У односеменной свеклы каждый из одиночных цветков образует один плод с одним семенем. Масса 1000 клубочков колеблется от 20 до 50 г (масса односеменных клубочков может быть меньше 20 г). Масса семян составляет 25-30 % от массы клубочков. Семена свеклы имеют блестящую бурую оболочку; они несколько изогнуты. В центре семени находится перисперм, в котором отложены запасы питательных веществ. Зародыш охватывает перисперм и состоит из двух семядолей, почки, подсемядольного колена и зачаточного корешка.

В корнеплоде свеклы различают три части: головку, шейку и собственно корень. Головка – верхняя часть корнеплода (эпикотиль) – стеблевого происхождения, несущая на себе розетку листьев и почки (глазки). Шейка – часть корнеплода, расположенная ниже головки и развивающаяся из подсемядольного колена проростка; на ней не бывает ни листьев, ни боковых корешков. Собственно корень – нижняя часть корнеплода, для него характерны две находящиеся на противоположных сторонах продольные бороздки с боковыми корешками. В нижней части корень утончается и переходит в так называемый «хвостик».

Длина вегетационного периода растений первого года жизни составляет 160-175 дней. Семена свеклы начинают прорастать при температуре 3-5°C, всходы появляются в среднем через три недели. При более высокой температуре всходы появляются раньше, а при 20-25°C – через 3-4 дня. Для дружного появления всходов большое значение имеет влажность почвы и доступ воздуха. При прорастании семена поглощают 150-170 % воды от массы клубочков. В фазе «вишочки» проростки свеклы плохо переносят понижение температуры, и при -3, -4° С гибнут. По-

явление настоящих листьев способствует повышению холодаустойчивости и при наличии только первой пары листьев всходы могут выдерживать кратковременные понижения температуры до 6-8° С. Выколданные и неукрытые корнеплоды повреждаются при 2 °С и непригодны для зимнего хранения.

Необходимая сумма температур за вегетационный период в южных районах страны составляет 2200-2400 °С, в районах Нечерноземной зоны – 1800-2000° С, а на юге Киргизии – 3000° С. Через 5-10 дней после появления всходов образуется первая пара настоящих листьев. Затем листья развертываются по одному в первый период вегетации через 2-3 дня, затем – через 1-2 дня и в конце вегетации процесс развертывания листьев вновь замедляется. Средняя продолжительность активной деятельности листа от 25 дней и более. На одном растении сахарной свеклы за вегетационный период формируется в среднем от 60 до 90 листьев общей площадью 3000-4500 см² и более. Показано, что фосфорно-калийная подкормка во второй половине вегетации увеличивает продолжительность жизни листа и повышает накопление сахара на 0,4-0,6 %.

Продолжительность активной деятельности листа связана с сортовыми особенностями и условиями произрастания. Скороспельные сорта свеклы, как правило, имеют меньше листьев, которые отмирают раньше, чем у позднеспелых сортов. Дефицит влаги во время вегетации вызывает завядание листьев.

Растения сахарной свеклы особенно чувствительны к недостатку освещения. В хорошо освещенных листьях интенсивность фотосинтеза выше, у них больше устьиц и отток ассимилятов происходит быстрее, чем при затенении или в пасмурную погоду. Особо важное значение имеет число солнечных дней в августе и сентябре, когда солнечные нежаркие дни благоприятствуют росту корнеплодов и повышению их сахаристости. В жаркую погоду листья увядают и ассимиляция снижается. Подсчитано (А. А. Ничипорович, 1975), что оптимальная площадь листьев 30-35 тыс. м² на 1 га. При этом создаются благоприятные условия для активного фотосинтеза листьев всех ярусов. В начале вегетации наблюдается интенсивный рост листьев, всех ярусов.

Фенологические фазы роста и развития. В онтогенезе сахарной свеклы различают 10 фенологических фаз (число их некоторые авторы сокращают), которые устанавливают, исходя из ее морфологических особенностей, – в определенный промежуток времени двухлетнего цикла развития: 1) от посева семян до появления всходов; 2) укоренение всходов и подготовка к образованию настоящих листьев; 3) нарастание листьев с одновременным увеличением корневой системы; 4) максимальное нарастание корнеплодов; 5) интенсивное накопление в корнеплоде сухих веществ, в том числе и сахара. На этом заканчивается первый год жизни сахарной свеклы и во время зимнего хранения корнеплодов наступает период «покоя». При выращивании корнеплодов во второй год жизни выделяют следующие фазы: 6) отрастание листьев; 7) появление стеблей и бутонизация; 8) цветение; 9) завязывание и налив семян; 10) созревание семян.

Этапы органогенеза. Во время прохождения основных фаз роста и развития в растениях свеклы осуществляются органообразовательные процессы (этапы), которые внешне не проявляются, но наблюдения за ними имеет решающее значение в получении высоких и устойчивых урожаев корнеплодов и семян (рис. 8).

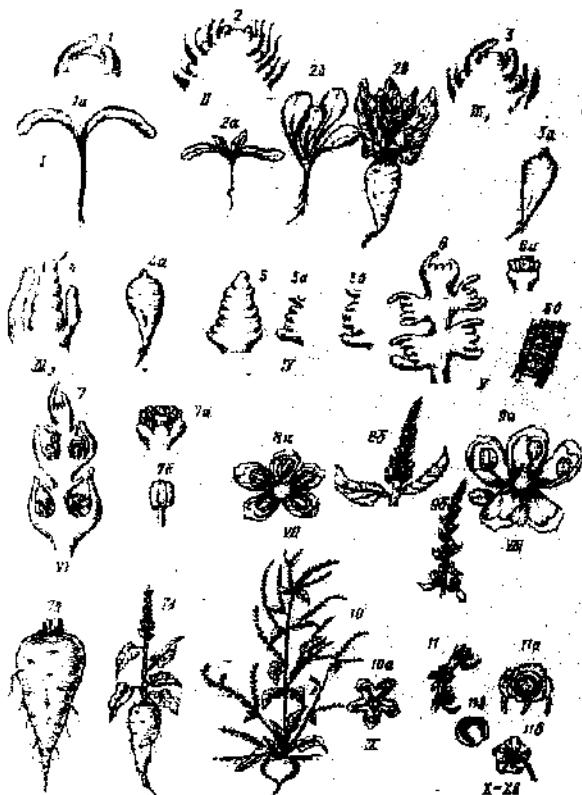


Рис. 8. Основные фазы развития

и этапы органогенеза свеклы (по В. Т. Красочкину):

1— I этап – недифференцированный конус нарастания, 1 a – фаза семядолей; 2 – II этап – дифференциация зачаточного стебля и закладка пазушных почек, 2 a – начало развития настоящих листьев, 26 – развитие листового аппарата, 2 b – взрослое растение свеклы 1-го года жизни; 3 – первая ступень III этапа – начало вытягивания конуса нарастания, 3 a – корнеплод свеклы при выкапке; 4 – вторая ступень III этапа – сегментация оси главного соцветия, 4 a – корнеплод свеклы в хранилище; 5 – IV этап – формирование цветковых бугорков, 5 a , 5 b – образование боковых лопастей соцветия; 6 – V этап – формирование отдельных цветков, 6 a – зачаточный цветок, 6 b – формирование археспориальной ткани; 7 – VI этап – формирование элементов цветка, 7 a – отдельный цветок, 7 b – тычинка, 7 c – корнеплоды в хранилище, 7 d – растение 2-го года жизни – развитие цветоноса; 8 a , 8 b – VII этап – рост соцветия и отдельных цветков: 8 a – раскрытие цветоноса, 8 b – соцветие; 9 a , 9 b – VIII этап – окончательное формирование соцветия и бугонов: 9 a – раскрытие бутонов, 9 b – соцветие; 10 – IX этап – цветущее растение 1-го года жизни, 10 a – раскрытие бутонов; 11, 11 a , 11 b , 11 c – X-XII этапы – формирование и развитие семян: 11 – группа клубочков, 11 a – клубочек-сплодие, 11 b – плодик односеменной свеклы, 11 c – семя.

I этап органогенеза – недифференцированный конус нарастания, расположенный между двумя семядолями, имеет вид относительно плоского бугорка. Продолжительность I этапа зависит от температуры и влажности почвы. При оптимальных условиях образование зачатков настоящих листьев наблюдается через 5-7 дней после всходов, и растение переходит ко II этапу.

II этап у сахарной свеклы – самый длительный. Обычно растения находятся на II этапе до конца первого вегетационного периода. Основание конуса нарастания на II этапе сильно расширяется, образующиеся розеточные листья располагаются очень близко, так как междуузлия не растут; таким образом из основания конуса нарастания формируется головка корнеплода. В пазухах некоторых розеточных листьев закладываются конусы нарастания второго порядка, зачатки будущих боковых побегов, которые в первый год жизни растения не разрастаются. Корнеплод формируется обычно с начала второй половины лета, когда ассимиляционный аппарат уже достаточно мощный.

III этап у сахарной свеклы целесообразно подразделять на два подэтапа. В начале увеличиваются размеры конуса нарастания, он вытягивается. Переход к этому состоянию осуществляется при воздействии сравнительно пониженных температур в течение 60 дней и более, поэтому III этап у свеклы начинается уже в период хранения. Если же пониженные температуры длительно действуют на растения в первую весну, то цветение наступает осенью того же года (явления «цветухи»). Длительность III этапа в полевых условиях составляет 5-10 дней. В большинстве же районов страны III этап проходит в период хранения корнеплодов, во второй половине зимы, когда сегментируется зачаточная ось соцветия.

IV этап наступает во время хранения корнеплода, в конце февраля – начале марта. В этот период формируются лопасти соцветия и начинают развиваться боковые оси соцветия в пазухах зачаточных прилистников. Завершается IV этап образованием на лопастях соцветия цветковых бугорков.

V этап нередко наблюдается в конце периода хранения маточных корнеплодов (в южных районах конец марта – начало апреля). Дифференциация цветковых бугорков начинается с возникновения зачатков 5 тычинок и пестика. Затем закладываются околоцветник, пестик с еще недоразвитым рыльцем; при этом околоцветник не закрывает бутона. Продолжительность V этапа 15-20 дней. Чаще V этап наступает после высадки корнеплодов.

VI этап – из археспориальных клеток в пыльниках образуются тетрады, из которых развиваются микроспоры. В это время усиленно растет цветоносный побег, а рост самого соцветия еще замедленный, оно не выходит из кроющих листьев. Конуса нарастания 2-го порядка на второй год жизни рас-

тения быстро проходят три первых этапа органогенеза и почти догоняют в развитии главный конус, что видно по ветвлению цветоносного побега.

В благоприятных для роста условиях на головке корнеплода развиваются спящие почки и формируются дополнительные цветоносные побеги.

VII этап характеризуется усиленным ростом всех частей цветоносного стебля, соцветия и цветка.

VIII этап – соцветие и цветки достигают окончательных размеров и формы. В пыльниках созревают пыльцевые зерна. Цветонос достигает в длину 80-150 см.

IX этап – цветение и оплодотворение.

X-XII этапы характеризуются формированием плодов, созреванием семян и развитием в них зародышей.

Установление длительности отдельных этапов органогенеза особенно важно для разработки режимов хранения маточной свеклы применительно к различным агроклиматическим условиям той или иной зоны свеклосеяния.

РАЗДЕЛ 4. МАСЛИЧНЫЕ КУЛЬТУРЫ

Особенности онтогенеза подсолнечника

К масличным культурам относят растения, семена которых содержат масло, являющееся основной целью их возделывания. В СССР важнейшие масличные культуры – подсолнечник, лен-кудряш, горчица, рыхлик, рапс, соя, земляной орех, клещевина, сафлор, кунжут, мак, перилла, ляллеманция.

Семена некоторых прядильных растений также содержат масла, это культуры двойного использования: лен-долгунец, конопля, хлопчатник, канатник, кенайф и др.

В качестве сырья для получения эфирных масел используют семена кориандра, аниса, тмина, листья мяты и соцветия шалфея мускатного.

Масличные культуры имеют большое агротехническое значение, так как большинство из них относится к пропашным, под которые применяют глубокую пахоту. Эти культуры содержат почву в рыхлом состоянии и посевы чистыми от сорняков. Масличные культуры широко используют как предшественники для зерновых культур.

Главнейшие районы выращивания масличных культур – Северный Кавказ, Центральная черноземная область, Поволжье, Западная Сибирь, Дальний Восток.

Родина подсолнечника – юг Северной Америки. В Европу был завезен испанцами в 1510 г. и сначала использовался лишь в декоративных целях. В Россию проник в XVII в. из Голландии и долго оставался декоративным растением, семянки которого использовались только для грызовых целей. Первое упоминание о возможности добывания масла из семян относится к 1769 г.

Начало широкого возделывания подсолнечника как масличной культуры связано с именем крепостного крестьянина Д. С. Бокарева из с. Алексеевки Воронежской губернии, который в 1835 г. стал добывать масло из семянок выращенного им на огороде подсолнечника. С этого времени посевы подсолнечника стали распространяться на полях Воронежской и Саратовской губерний, на Украине, Северном Кавказе, в Сибири. Таким образом, благодаря новаторству Д. С. Бокарева подсолнечник нашел свою вторую родину в России как новое в мировом земледелии масличное растение, а в 1860 г. начаты работы по селекции масличных сортов подсолнечника. Культурный подсолнечник – *Helianthus cultus Wenzl.* – наша отечественная культура. В ее создании большую роль сыграли выдающиеся селекционеры Е. М. Плачек, Л. А. Жданов, В. С. Пустовойт и др.

Ботанические и биологические особенности. Подсолнечник относится к семейству сложноцветные – *Compositae*, роду *Helianthus L.* Известно много видов (более 100) дикорастущего подсолнечника. В культуре наиболее распространен вид *H. annuus L.*

Культурный подсолнечник – однолетнее растение. Корневая система стержневая, хорошо развитая, с большим количеством мощных боковых корней, которые проникают в почву на глубину до 2-3 м. Максимальный рост корней наблюдается в период от образования корзинок до цветения. Стебель, как правило, одиночный, грубый, высотой до 2-5 м, внутри заполнен сердцевиной, а сверху покрыт жесткими волосками. Усиленный рост стебля наблюдается в период от образования до цветения корзинок. Листья на длинных черешках, крупные. Листовые пластинки круглые, овально-сердцевидные, с густо опущенной поверхностью и зазубренными краями. Нижние листья (1-2-3 пары) расположены супротивно, остальные – поочередно. Число листьев на растении колеблется от 14 до 50. Существует прямая зависимость между количеством листьев, высотой растений и продолжительностью вегетационного периода. Чем больше листьев, тем выше растения и тем продолжительнее вегетационный период у того или иного сорта. Исключение составляют новые низкорослые сорта.

Стебель растения заканчивается одиночной корзинкой диаметром от 8 до 40 см. Корзинки внутри выпуклые или вогнутые, имеют наклонное или прямое положение. Цветки в корзинке находятся на общем цветоложе, окаймленном обверткой из нескольких рядов листочков удлиненной формы с заостренной верхушкой. Краевые цветки язычковые, обычно бесплодные или иногда однополые (пестичные). Они ярко окрашены (оранжево-желтые, пурпурно-красные, палевые) и привлекают насекомых, которые способствуют перекрестному опылению растений. Срединные цветки в корзинке трубчатые (их бывает от 500 до 1000), обычно обоеполые, с пятью тычинками и пестиком; завязь одногнездная, нижняя. Трубчатые цветки оранжево-желтые, раскрываются от периферии к центру. Цветение одной корзинки продолжается 8-10 дней.

Плод – семянка с одревесневающим околосемянником, не срастающимся с семенами. Семя или так называемое ядро покрыто тонкой семенной оболочкой и состоит из почечки, семядолей и корешка. Лузгистость в зависимости от сорта и условий выращивания составляет 20-45 %.

Величина семян неодинакова, масса 1000 шт. от 40 до 170 г. Кожура разнообразной окраски: белая, фиолетовая, угольно-черная, буряя с полосками и без них и т. д. Для хозяйственного использования семян подсолнечника большое значение имеют сорта с панцирным слоем. У таких сортов между пробковой тканью и склеренхимой образуется черное вещество – фитомелан. Это вещество нерастворимо в воде, кислотах и щелочах и предохраняет семена от подсолнечникововой моли.

Прорастание семян во влажной почве начинается при температуре 4-6°C и при повышении ее ускоряется. Наклонувшиеся семена переносят кратковременные понижения температур до -10 °C, набухшие – до -13 °C. Молодые

всходы подсолнечника могут выносить заморозки до -8 °С. Довольно высокая холодаустойчивость подсолнечника в начальный период развития позволяет сеять его в самые ранние сроки и даже под зиму.

В фазе 2-3 пар листьев через 15-20 дней после всходов начинает закладываться корзинка соцветия. После этого темп роста ускоряется. Заметное формирование корзинки наступает через 43-45 дней.

Подсолнечник требователен к свету. При затенении и пасмурной погоде рост и развитие его угнетаются. В засушливых условиях Юго-Востока в начале цветения подсолнечник страдает от летней засухи.

Цветение наступает примерно через 50-60 дней после всходов и продолжается 20-25 дней (цветение одной корзинки растягивается до 8-10 дней). Максимальное увеличение размеров корзинки отмечается в течение 8-10 дней после от цветания, рост ее продолжается вплоть до пожелтения.

Созревают корзинки в зависимости от сорта и условий возделывания через 70-130 дней после появления всходов (налив семянок продолжается в течение 32-42 дней со времени оплодотворения). Период физиологического дозревания семянок в зависимости от погоды и сорта продолжается от 10 до 50 дней. Период покоя семянок в почве значительно продолжительнее, чем при хранении их в амбаре.

Благодаря мощной и глубокой корневой системе подсолнечник может извлекать влагу из глубоких слоев почвы. Вместе с тем хорошая опущенность стеблей и листьев, а также приспособленность устьиц к неослабевающей транспирации обеспечивают ему большую устойчивость к жаре и засухе, в частности, до начала цветения. Наибольшее количество влаги (60 %) подсолнечник потребляет в период от образования корзинки до конца цветения (до этого периода и после него—соответственно 22,4 и 17,6 %). Недостаток влаги в почве в это время — одна из причин пустозерности в центре корзинок. Транспирационный коэффициент подсолнечника 470-570.

Фенологические фазы роста и развития. В процессе развития подсолнечника отмечают следующие фенологические фазы с характерными морфофизиологическими признаками:

- 1) появление всходов;
- 2) листвообразование от всходов до 4-5 пары настоящих листьев;
- 3) дифференциация от 4-5 пары настоящих листьев до 9-10 пары листьев;
- 4) активный рост от 9-10 пары листьев до цветения;
- 5) цветение;
- 6) формирование семян;
- 7) налив семян;

Методом морфофизиологического анализа в индивидуальном цикле развития подсолнечника установлены 12 этапов органогенеза (рис. 9).

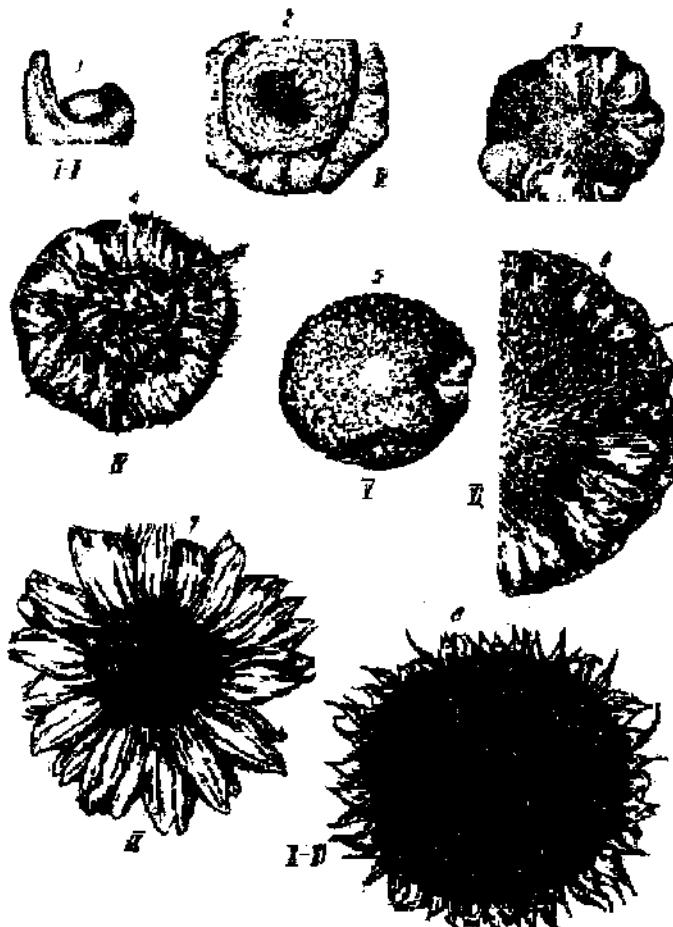


Рис. 9. Фазы развития, роста и этапы органогенеза подсолнечника
(по Ф. М. Куперман и В. В. Подольному):

1 – дифференциация стебля и закладка листовых валиков – II этап; 2, 3 – сегментация конуса нарастания, видны расположенные по спирали зачатки листочков и листья обвертки зачаточного соцветия – III этап; 4 – листья обвертки почти полностью прикрывают зачаточную корзинку, ясно видны листочки соцветия – IV этап; 5 – дифференциация цветковых бугорков на тычиночные и пестичные, закладка зачатков покровных органов, особенно хорошо заметна у краевых цветков корзинки – V этап; 6 – усиленный рост цветоложа корзинки и покровных органов краевых цветков, формирование пестика и пыльников в обоеполых цветках – VI этап; 7 – цветение – IX этап; 8 – формирование семянок в центральной части корзинки – X этап.

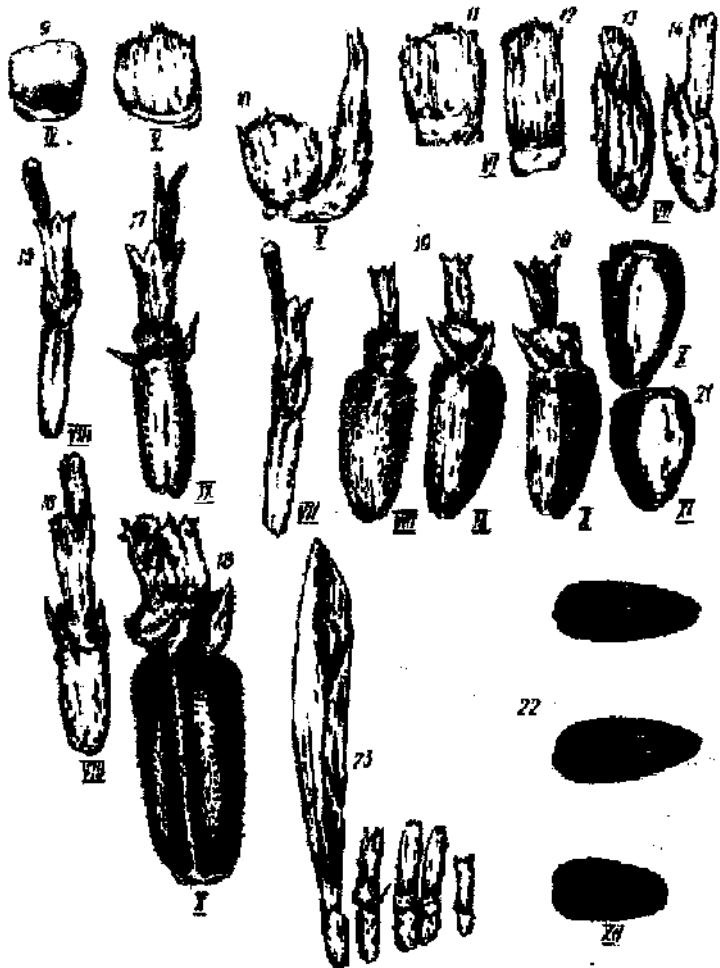


Рис. 9. Продолжение:

9, 10 – внешний вид бутона на IV-V этапах; 11, 12 – внешний вид бутона на VI этапе;
13, 14 – внешний вид бутона на VII этапе, величи обгоняет в росте чашечку; 15, 16 –
тычиночные нити и лепестки выносятся за пределы раскрывшегося венчика – VIII этап;
17 – цветение – IX этап; 18 – начало формирования плода (ссыпки) – X этап; 19 –
разнокачественность цветков в корзинке (слева направо – цветки на VII, VIII, IX эта-
пах); 20 – формирование плода – X этап; 21 – накопление питательных веществ в се-
мени – XI этап; 22 – XII этап; 23 – развитие краевого (бесплодного) и обоеполых
цветков в корзинке (справа налево – IV-VIII этапы).

I этап. Недифференцированный конус нарастания, начало заложения зачаточных стеблевых узлов и листьев.

II этап. Завершение формирования зачатков всех стеблевых листьев. Первые два этапа определяют вегетативную структуру растений подсолнечника. Чем длительнее II этап, тем больше листьев формируется.

III этап. Развитие оси соцветия – зачаточного цветоложа корзинки.

IV этап. На цветоложе закладываются зачаточные цветковые бугорки.

V этап. Формирование околосветников и археспориальных клеток в зачаточных пыльниках и пестиках.

VI этап. Осуществляется микроспорогенез и начинается макроспорогенез.

VII этап. Происходит гаметогенез и усиливаются ростовые процессы в покровных органах цветков.

VIII этап. Завершаются процессы образования гамет и рост трубчатых цветков; полностью формируются ложнозычковые цветки, они раскрываются.

IX этап. Цветение и оплодотворение.

X этап. Формирование семян (рост в длину).

XI-XII этапы. Налив и созревание семян.

Особенности онтогенеза клещевины

В диком состоянии клещевина распространена в тропической Африке, Передней и Средней Азии, Афганистане, Индии. Возделывается в Африке, южных европейских странах, Южной Америке, Индии и Китае. В культуре клещевина известна с глубокой древности. В России первые упоминания о возделывании клещевины относятся к 1840г. Основные районы возделывания – Северный Кавказ, юг Украины, Ростовская область.

Ботанические и биологические особенности. Клещевина относится к семейству молочайные (Euphorbiaceas), роду *Ricinus*, виду *R. communis* L. Различают четыре подвида клещевины: персидскую, маньчжурсскую, сангви-неус (кроваво-красная), занзибарскую.

Клещевина – многолетнее растение. В Африке многолетние виды достигают 10 м, но в России и Китае клещевина – однолетнее растение высотой от 0,7 до 5м.

Клещевина имеет стержневой, глубоко проникающий в почву корень с сильно развитыми боковыми корнями. Стебель полый, ветвистый до третьего порядка. Главный стебель и боковые ветви заканчиваются кистью, основную роль играют центральные кисти и кисти первого порядка. Стебель и листья зеленые или темно-красные, с восковым налетом или без него. Восковой налет на зеленом стебле делает его сизым, а на красном – фиолетовым. Число междоузлий от 5 до 12. Листья крупные, 7-11-лопастные, на длинных черешках.

Растение однодомное, но цветки раздельнопольные. Тычиночные цветки расположены в нижней части соцветия (кисти), а пестичные – в верхней. Обычно тычиночные цветки цветут раньше пестичных. Тычиночный цветок имеет короткую цветоножку и простой пятилопастный околосветник, на од-

ном большом и выпуклом цветоложе расположено очень много тычинок (до 1500), которые собраны в пучок. Завязь трехгнездная, с тремя двухлопастными рыльцами. Продолжительность цветения пестичных цветков на центральном соцветии до 23 дней, тычиночных – до 31 дня.

При посеве различных сортов необходимо соблюдать пространственную изоляцию в 500-1000 м.

Плод – трехгнездная коробочка. Коробочки бывают мелкие (1,0-1,8 см), средние (1,9-2,1 см) или крупные (2,2-3,0 см). Форма их шаровидная (преимущественно мелкоплодные сорта) или удлиненная (преимущественно крупноплодные). На соединениях гнезд коробочек могут быть шнуровидные утолщения или они отсутствуют. Это важный в хозяйственном отношении признак, определяющий растрескиваемость коробочек при созревании. В незрелом виде коробочки бывают темно-зеленые, сизые, коричнево-зеленые, фиолетовые, желтые, розовые, карминно-красные и темно-красные. Поверхность их гладкая или морщинистая, покрыта шипами или без них.

В кисти формируется от нескольких до 300 коробочек и более, с рыхлым, среднеплотным и плотным их расположением. Коробочки распределяются по всей длине кисти или сосредоточены в верхней ее части. Созревают они не одновременно. У клещевины персидской они при созревании растрескиваются и теряют семена, у кроваво-красной – не растрескиваются.

Семя овальное, суженное или почти прямоугольное, с четким или едва заметным сосочковидным выростом на конце. Семена мелкие, средние и крупные, длиной от 0,5 до 2 см длины. Известны и более крупносеменные формы (массой до 1 г каждое). Ядро белое, мягкое, маслянистое; в среднем составляет от 74 до 81 % от массы семени. Оболочка семени тонкая, хрупкая; на ее долю приходится 17-28 % от массы семени. Наружная сторона ее мозаичная или реже одноцветная.

Клещевина – перекрестноопыляемое растение, но ей присуще и самоопыление. Соцветия клещевины посещают пчелы, которые играют большую роль в опылении, увеличивая продуктивность.

Клещевина – теплолюбивая и светолюбивая культура позднего срока созревания. Семена ее начинают прорастать при температуре 13°C. В этих условиях всходы появляются через 13-20 дней, а при температуре 16-20°C в течение 6-10 дней. По отношению к длине дня клещевина относительно нейтральное растение. Большая потребность в повышенной температуре продолжается весь цикл развития. Пониженные температуры приводят к замедленному росту и развитию, а минусовые вызывают гибель как всходов, так и взрослых растений.

Существует зависимость между интенсивностью цветения и температурными условиями: с понижением температуры интенсивность цветения падает, с повышением – усиливается. Для цветения благоприятна температура 20°C, а для плodoобразования – 23-25° C.

Этапы органогенеза. Наряду с общими закономерностями органообразовательных процессов, существуют специфические особенности, отличающие клещевину от других растений. Одна из них заключается в характере

чающие клещевину от других растений. Одна из них заключается в характере прорастания семени и в морфологических особенностях строения конуса нарастания на I этапе органогенеза (рис. 10).

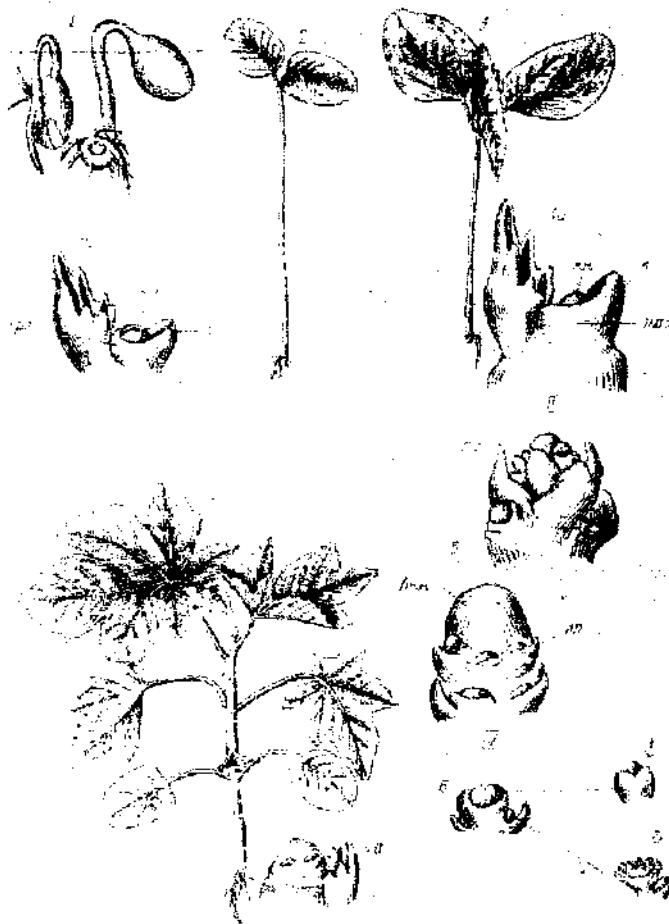


Рис. 10. Фазы развития и этапы органогенеза клещевины (по Е. И. Ржановой):
1 – прорастание семян, 1а – конус нарастания на I этапе; 2 – всходы, конус нарастания на I этапе; 3 – первые настоящие листья, 3а – конус нарастания на II этапе; 4 – появление 5-го листа, 4а – конус нарастания на III этапе; 5 – дифференциация соцветия – начало образования прицветных листьев и лопастей соцветия – IV этап, 5а – дальнейшая дифференциация лопастей соцветия; 6 – схема, показывающая формирование мужских и женских цветков из цветкового бугорка; к. н. – конус нарастания, в. к. н. – верхушечный конус нарастания, л. – лист, пrl. – прилистник, пл. – лопасть соцветия.

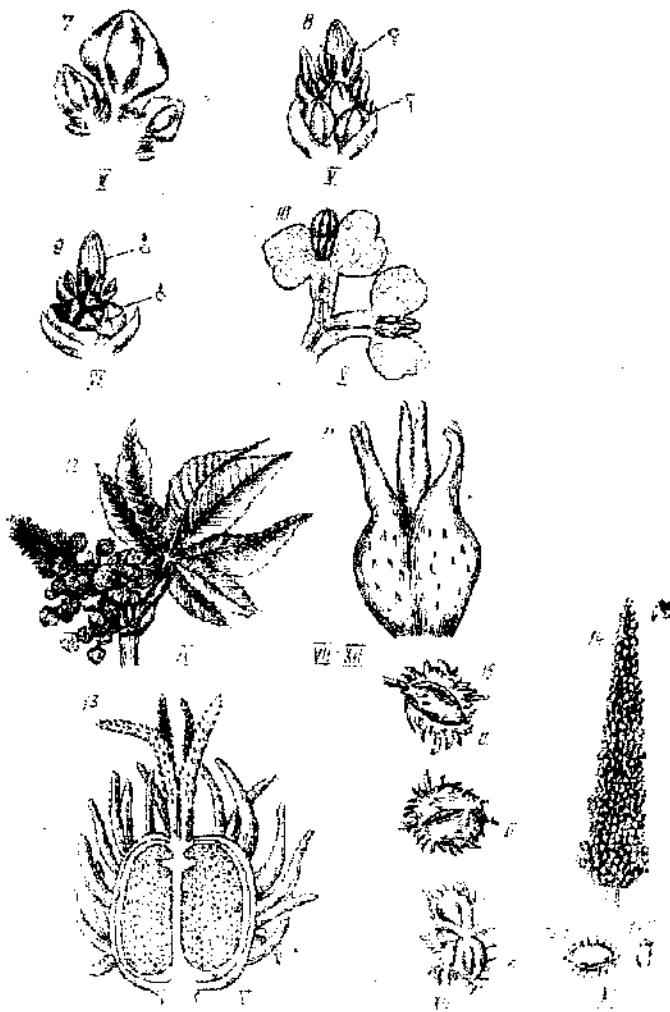


Рис. 10. Продолжение:

7 – схема последовательности формирования мужских цветков; 8 – скрытая бутонизация; 9 – бутонизация; 10 – анатомическое строение тычинки на V этапе; 11 – завязь перед фазой цветения; 12 – цветущая кисть – IX этап; 13 – продольный разрез молодого плода – "Х этап"; 14 – кисть в период созревания плодов и семян, 14а – плод, 14б – семя на XI этапе; 15 – созревание плодов на XII этапе (а – коробочка в начале созревания, б – созревшая коробочка, в – созревшая растрескавшаяся коробочка).

Процесс прорастания семян проходит в две фазы и длится от 13 до 18 дней. В начале прорастания наблюдается быстрый рост корня и изгибание гипокотиля, при этом верхняя часть проростка остается еще под землей. Затем наступает некоторая задержка роста, во время которой питательные вещества энергично всасываются из эндосперма. И только после этого на поверхности почвы появляются семядольные листья – всходы. Конус нарастания в этот период в отличие от многих других растений плюсский и погружен как бы в чашу, образованную меристематическим валиком, прилистником и зачаточной пластинкой листа. Продолжительность I этапа колеблется от 10 до 13 дней.

В fazu двух первых супротивных настоящих листьев наступает II этап, который характеризуется тем, что конус нарастания становится выпуклым. В это время начинают формироваться междуузлия стебля. Продолжительность II этапа в зависимости от сорта и срока посева колеблется от 6 до 17 дней.

III этап характеризуется увеличением длины конуса нарастания. За увеличением конуса нарастания, свойственного III этапу, начинается его дифференциация и образование зачаточного соцветия – IV этап. На конусе нарастания снизу вверх закладываются зачаточные прицветники, в пазухах которых формируются меристематические бугорки. Дальнейшая дифференциация сводится к тому, что у основания каждого бугорка образуются еще по 2 бугорка, и таким образом развиваются 3 зачаточных цветка, из которых средний всегда больше. У основания этих цветков тоже формируется по 2 цветка. Этим обуславливается различная степень развития цветков в пределах одного соцветия.

Дифференциация цветковых бугорков начинается с образования простого околоводовника. На IV этапе еще нельзя отличить тычиночные цветки от пестичных. В зависимости от сорта и срока посева IV этап длится от 7 до 18 дней.

На V этапе цветковые бугорки начинают дифференцироваться, причем сначала тычиночные цветки в нижней части соцветия. В этих цветках в самом начале их формирования, еще когда они не закрыты листочками околоводовника, образуется большое количество тычиночных бугорков. Пестичные цветки формируются в верхней части соцветия и в отличие от тычиночных имеют узконоконическую форму. В цветковом бугорке развивается пестик в виде бокаловидного образования, состоящего из 3 плодолистников. Затем обособляется завязь и 3 двухлопастных рыльца. Продолжительность V этапа у сорта Круглик 5-10 дней, у сорта ВНИИМК – 16-17 дней.

Сравнительно низкий процент завязывания плодов обуславливается большой разнокачественностью цветков, о которой говорилось выше.

На VI этапе органогенеза образуются тетрады пыльцы, затем формируются одноядерные пыльцевые зерна и заканчивается развитие зародышевого мешка. Одновременно растет соцветие. В fazu видимой бутонизации (VII этап) у растения полностью завершается развитие генеративных органов.

К моменту цветения – IX этап – на сосочких лопастей появляется розовая антоциановая окраска. Цветение, оплодотворение и созревание семян осуществляются на IX-XII этапах.

РАЗДЕЛ 5. БАХЧЕВЫЕ КУЛЬТУРЫ

Особенности онтогенеза дыни

К полевым культурам относят и бахчевые растения, принадлежащие к семейству тыквенные – Cucurbitaceae: арбуз, дыню, тыкву и др. Они имеют большое пищевое и диетическое значение: в арбузе сахара содержится до 13 %, в дыне – до 18, тыкве – до 12 %. Кроме того, в них есть органические кислоты и витамины. Плоды бахчевых используют как в свежем, так и переработанном виде. По кормовой ценности они не уступают корнеплодам.

В качестве кормовых растений бахчевые – тыкву, кабачки, кормовой арбуз – возделывают в засушливых южных и юго-восточных районах, где кормовые корнеплоды и другие сочные культуры дают неустойчивые урожаи.

Ценное преимущество бахчевых культур – их свойство выдерживать продолжительное хранение.

Ботанические и биологические особенности. Род дыня (*Cucumis L.*) принадлежит к семейству тыквенные – Cucurbitaceae. Возделываемые на территории бывшей СССР сорта столовой дыни в основном относятся к виду *C. meadow L.*, который в зависимости от места происхождения и морфологических признаков подразделяют на различное число подвидов или групп.

Дыня – однолетнее травянистое растение. Корневая система стержневая, с боковыми ответвлениями, длина которых в 2-3 раза превышает длину основного корня. Стебель округлограненый, ползучий, длинный, опущенный. От главного побега (плети) отходят боковые побеги (плети) второго, третьего порядков.

Листья округлые, сердцевидные или почковидные, жесткоопущенные, длинночерешковые. В пазухах листьев образуются цветки. Дыня – однодомное растение с раздельнополыми и обоепольными цветками. У большинства сортов на растении имеются тычиночные и гермафродитные цветки, но ряд сортов, особенно северного происхождения, характеризуется четкой раздельнополостью и наличием пестичных или тычиночных цветков. Тычиночные цветки собраны в соцветия, пестичные расположены одиночно на плетях второго и третьего порядков. Для цветков характерен правильный пятичленный околоцветник, бледно-желтый или желтый венчик из 5 лепестков, сросшихся в нижней части с чашечкой, и густо опущенная бокаловидная чашечка. Тычинок 5, из которых 4 рано срастаются попарно, а одна остается свободной. Рыльце трехлопастное, с коротким столбиком, завязь нижняя. Опыление с помощью насекомых, главным образом трипсов, муравьев, пчел и шмелей (Львова, 1972).

Изменением условий выращивания можно добиться того, что больше будет развиваться пестичных цветков, чем тычиночных, вместе с тем увеличивается и урожай плодов. Умеренное азотное питание в первый период вегетации повышало темпы развития и способствовало увеличению количества пестичных цветков. Недостаток калийного питания в это время оказал обратное действие, в то же время повышенная влажность почвы и воздуха в период образования цветковых бугорков приводят к увеличению числа пестичных цветков. Плод – многосемянная ягода. Семена плоские, удлиненной формы, светло-желтые. Длина их 0,5-1,5 см.

Этапы органогенеза. Особенности органообразовательных процессов у бахчевых можно рассмотреть на примере дыни (рис. 11).

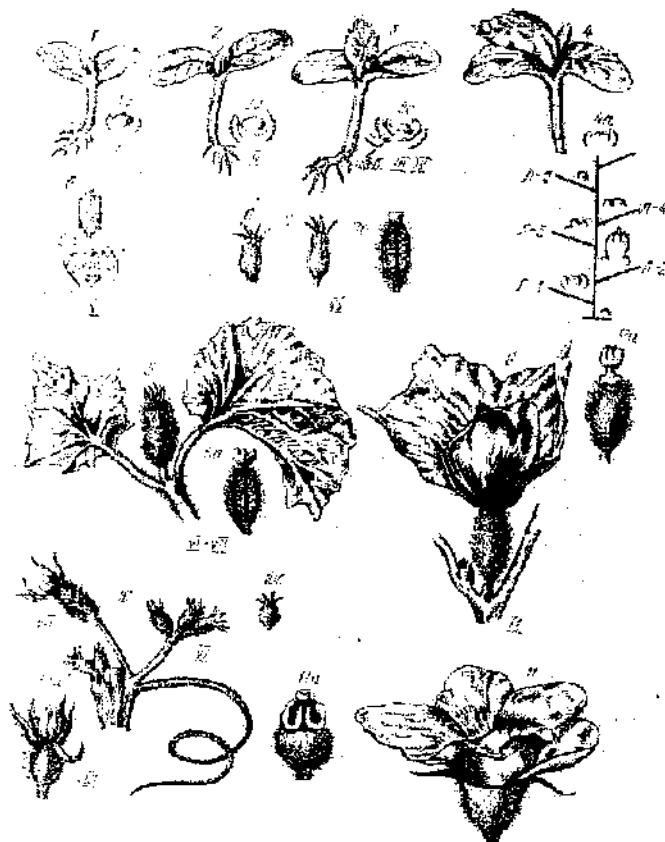


Рис. 11. Фазы развития и этапы органогенеза дыни (по И. Н. Львовой):

1 – фаза семядолей, 1а – конус нарастания на I этапе; 2 – появление 1-го настоящего листа; 2а – конус нарастания дифференцирован на листовые валики и укороченные междуузлия – II этап; 3 – появление 2-го настоящего листа; 3а – появление цветковых бугорков – III-IV этапы; 4 – развертывание 2-го листа; 4а – схема расположения зачаточных цветков на растении; 5 – цветок в период появления бугорков зачаточных тычинок и плодолистиков – V этап; 5а – схема внутреннего строения цветка; 6 – внешний вид гермафродитного цветка; 7, 7а – женские цветки; 8 – пестичный цветок – VI-VII этапы, 8а – продольный срез пестичного цветка; 9 – раскрывание пестичного цветка – IX этап, 9а – вытягивание столбика рыльца; 10 – группа тычиночных цветков, которой у наиболее развитого цветка начался интенсивный рост покровных органов; 10а – фаза желтого венчика тычиночного цветка – VIII этап; 106 – тычиночный бутон; 11 – цветущий тычиночный цветок, 11а – тычинка с fertильной пыльцой.

В зародыше семени дыни в почечке находится конус нарастания с уплощенной или едва выпуклой верхушкой, окруженной двумя листовыми валиками. В начале прорастания семени он, быстро увеличиваясь в размерах, принимает выпуклую форму (I этап органогенеза), через 6-9 дней после посева на поверхности почвы появляются всходы. С развертыванием семядолей начинается дифференциация конуса нарастания на листовые валики и зачаточные междоузлия (II этап).

Семядольные листья разрастаются и через 5-8 дней между ними уже заметен I-й настоящий лист. При появлении I-го настоящего листа в пазухах одного или двух листьев возникают участки меристемы (III этап). Одновременно с развертыванием I-го настоящего листа (у некоторых сортов несколько раньше) образуются цветковые бугорки (IV этап). По морфологическим признакам цветковые бугорки однотипны.

По мере развертывания I-го настоящего листа продолжается дальнейшая дифференциация конуса нарастания основного побега, а у первых цветковых бугорков увеличиваются размеры и усложняется строение. Интенсивный рост поверхностных слоев придает им бокаловидную форму. Когда длина цветкового бугорка достигает 300-400 мкм, происходит дифференциация на чашечку и венчик, внутри которого появляются зачаточные бугорки тычинок, а затем плодолистиков (V этап). Во время образования генеративных бугорков поверхность чашечки покрывается волосками.

Появление 2-го листа и его развертывание знаменует начало V этапа (формирование генеративных органов цветка). V этап отличается наибольшей продолжительностью, которая у сортов с однополыми цветками составляет 10-14 дней, а с гермафродитными – 16-18 дней. Влияние внешних условий сильно сказывается на сроках прохождения V этапа. V этап решающий период в формировании цветка, поскольку как раз в это время определяется его половая форма. Морфологически одинаковые, гермафродитные в начале V этапа зачаточные цветки в дальнейшем начинают различаться по степени развития андроцей и гинецей. На этом этапе особое значение приобретает влияние разных приемов воздействия на характер половой дифференциации цветка, при этом можно повысить процент пестичных цветков и, следовательно, продуктивность растений. Ориентировка только на фенологические фазы не может дать точного представления о состоянии зачаточных цветков. Необходимо использовать биологический контроль, позволяющий определить необходимые сроки воздействия на растения.

Хотя формирование цветков отличается большим многообразием и различными отклонениями, все же можно наметить основные группы, объединяющие определенный тип развития. К первой группе относится формирование цветка тычиночного типа. Ко второй группе – формирование цветка пестичного типа. К третьей группе относят случаи когда на V этапе развиваются и андроцей, и гинецей, в результате чего возникают гермафродитные цветки. Их формирование отличается наибольшей продолжительностью.

В течение всего периода формирования генеративных органов цветка происходит интенсивное образование боковых конусов нарастания и их дифференциация.

Последующие этапы органогенеза трудно сопоставить с появлением новых листьев. Микро- и мегаспорогенез (VI этап) осуществляются при появлении 2-4-го листа на главном и боковых побегах в зависимости от сорта и метеорологических условий. По окончании спорогенеза в цветке наступает период интенсивных ростовых процессов покровных органов и цветоножки (VII этап). Продолжающийся рост покровных органов цветка и появление желтой окраски венчика характерны для VIII этапа, раскрытие цветка – для IX этапа.

На этом развитие тычиночного цветка завершается и показателем развития растения служат уже процессы в оплодотворенном пестичном цветке (X этап), где начинается формирование плода и семян (XI этап). Плоды, достигшие товарной спелости, снимают или в качестве семянников оставляют до уборки на растениях. В семянниках продолжается формирование семян и накопление питательных веществ, переходящих затем в запасные формы на XII этапе. На XII этапе отмечается начало созревания плодов как на первом, так и на втором боковых побегах первого порядка. На этом этапе завершается об разование пестичных и тычиночных цветков и рост плети.

Дыня отличается сравнительно высокой засухоустойчивостью и жаро выносливостью. Растения дыни короткодневные, светолюбивые и теплолюбивые. Семена прорастают при температуре 15° С, а надземные части хорошо растут при 25-30° С. Длина вегетационного периода определяется сортовыми особенностями и в разных условиях составляет от 80 до 115 дней и более. Обилие солнечной радиации и высокая температура особенно необходимы в период созревания плодов, от чего зависит содержание в них сахаров. Следует отметить, что дыня более требовательна к влажности и типу почвы, чем арбуз, лучшие почвы для нее – темнощетные супесчаные и черноземные.

РАЗДЕЛ 6. КОРМОВЫЕ ТРАВЫ

Особенности онтогенеза однолетних бобовых

Однолетние кормовые травы относятся к двум ботаническим семействам: бобовые и мятликовые. Из бобовых трав наибольшее значение имеют вика яровая, вика озимая, сераделла, однолетние виды клевера, а из мятликовых – суданская трава, райграс однолетний.

Вика яровая – одна из наиболее распространенных однолетних бобовых трав. Возделывают ее на зеленый корм, сено, силос, семена.

Ботанические и биологические особенности. Вика яровая, или посевная, относится к семейству бобовые, к роду *Vicia*, виду *V. sativa* L. Стебель полегающий, угловатый, слегка опущенный, иногда голый, длиной в среднем 60 см и более. Листья парноперистые длиной 7-10 см, оканчиваются разветвленными усиками. Листочеков от 4 до 8 пар широкояйцевидной формы, 12-25 мм длины и 5-14 мм ширины. В соцветии чаще 2 цветка (иногда 1-3), сидящих в пазухах листьев на коротких цветоножках. Окраска венчика пурпурная, фиолетовая, сиреневая, иногда розовая или белая. Цветение начинается снизу и идет вверх, иногда нижние цветки уже образовали бобы, а верхние еще цветут. Цветение продолжается 20-30 дней в зависимости от погодных условий. Вика – самоопыляющееся растение. У нее формируются два боба, но бывает, что завязывается только один боб.

Бобы продолговатые, немного изогнутые, с разной степенью опушенностии. Длина боба 6-7 см, окраска желто-зеленая, светло-коричневая, зрелые бобы – от светло-коричневой до черной окраски. В одном бобе обычно 7-9 семян округлой, несколько сплюснутой формы. Масса 1000 шт. составляет 44-55 г, в среднем 45-50 г.

Семена вики начинают прорастать при 2-3°C, всходы легко переносят заморозки в -3, -4° С. Массовая гибель всходов наблюдается при -8° С. Всходы вики окрашены антоцианом и имеют красноватый оттенок. При прорастании семян семядоли на поверхность почвы не выносятся. Первые 2-3 листа имеют одну пару листочков. Стебель до начала цветения растет медленно. Суточный прирост его составляет не более 1,5 см. От начала цветения до образования первых бобов прирост увеличивается от 3 до 3,5 см. Увеличивается в этот период и прирост урожая зеленой массы. Цветение начинается через 40-60 дней после посева, укосная спелость наступает через 55-70 дней, спелость семян – через 75-120 дней. Вегетационный период у скороспелых сортов 75-90 дней, среднеспелых – 110-120, позднеспелых – до 140 дней.

Вика – влаголюбивое растение, ее урожай в значительной степени зависит от влажности почвы в первый период вегетации (1-11 этапы органогенеза). Практически в этот период определяется степень облиственности и наличие конусов нарастания 2-го порядка. Транспирационный коэффициент высокий и колеблется от 250 до 750 в зависимости от агротехники, интенсивности освещения и количества тепла. Следует иметь в виду, что после уборки вики в поле остается мало влаги.

Вика посевная сравнительно нетребовательна к теплу. Сумма температур, необходимых для выращивания ее на сено, составляет всего 900-920°. Однако при возделывании на семена требовательность растений к теплу повышается и сумма эффективных температур для созревания семян составляет 1780-1920°. Этим определяется северная граница возделывания вики посевной на семена.

В жизненном цикле яровой вики различают следующие фенологические фазы: прорастание семян, появление всходов и двух настоящих листьев, ветвление, бутонизация, цветение, созревание плодов и семян (рис.12).

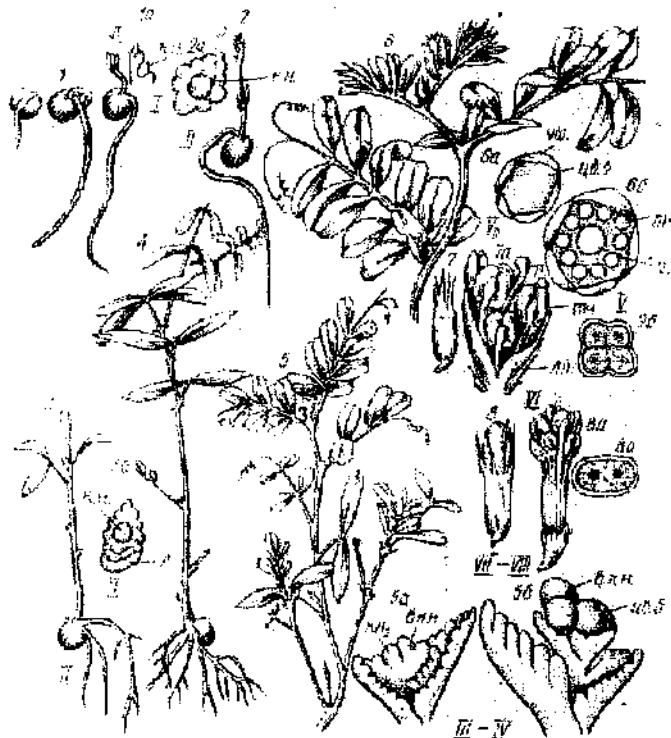


Рис. 12. Фазы развития и этапы органогенеза вики яровой (по Е. И. Ржановой):
 1 – прорастание семян, 1а – конус нарастания на I этапе; 2 – всходы, 2а – конус нарастания на II этапе; 3 – развертывание двух настоящих листьев; 3а – конус нарастания на II этапе; 4 – начало ветвления – конус нарастания на II этапе; 5 – полное ветвление, 5а – начало дифференциации конуса нарастания – III этап; 5б – образование цветковых бугорков – IV этап; 6 – скрытая бутонизация, дифференциация цветковых бугорков – V этап, 6а – формирование чашечки, цветковый бугорок не дифференцирован (Vo); 6б – закладка тычинок и пестика; 7 – бутон – VI этап; 7а – цветок; 7б – тетрады; 8 – бутон перед цветением; 8а – тычиночная трубка и пестик; 8б – двухъядерная пыльца.



Рис. 12.

9 – цветение – IX этап. 9а – цветок в развернутом виде, 9б – тычиночная трубка и пестик, 9в – пыльца; 10 – фаза созревания плодов и семян; 11 – полная зрелость плодов и семян – XII этап; к.н. – конус нарастания, в. к. н. – верхушечный конус нарастания, к. н. – конус нарастания 2-го порядка, л. – лист, цв. б. – цветковый бугорок, чаш. – чашечка, тыч. – тычинка, п. – пестик, лип. – лепестки, пар. – парус, весла, лд. – лодочка.

Этапы органогенеза. Особенность органообразовательных процессов состоит в том, что в fazу прорастания семян еще до появления всходов почечка зародыша хорошо дифференцирована, в ней имеются 3 низовых и 23 настоящих листа. В пазухах низовых листьев, еще до появления всходов, заложены боковые почечки, которые обуславливают боковое ветвление. Конус нарастания главного побега в это время находится на I этапе органогенеза.

Фаза всходов характеризуется усиленным ростом двух первых междуузлий стебля. При появлении первых настоящих листьев конус нарастания переходит ко II этапу; у его основания в это время формируются новые листья и растут междуузлия стебля.

Фаза ветвления начинается с роста боковых почек, задожившихся в пазухах первичных низовых листьев, а также листьев верхних ярусов. Степень и характер ветвления зависят от сортовых особенностей и от условий выращивания. Рост боковых побегов совпадает с появлением листьев с 2 парами листочков на 6-8-й день после всходов. Конус нарастания продолжает оставаться на II этапе.

С появлением на главном стебле листьев с 3-4 парами листочков и хорошо видимого ветвления верхушечный конус нарастания вики увеличивается в размерах и начинает дифференцироваться, т. е. растение переходит к III этапу.

IV этап – начало формирования соцветий и цветков. У основания верхушечного конуса нарастания побега в пазухах листовых зачатков, еще до разделения их на листочки, закладываются конусы нарастания осей второго порядка. Они быстро увеличиваются в размерах, делятся на два и образуют цветковые бугорки.

V этап – дифференцируются цветковые бугорки и формируются органы цветка, а в пыльниках – материнские клетки пыльцы. V этап завершается в фазу, которую по морфологическим признакам принято называть еще фазой ветвления, а по существу это скрытая фаза бутонизации.

VI этап начинается с дифференциации зачаточного венчика – на папус, весла, лодочку, лепестки которого начинают срастаться, в пыльниках же идет процесс микроспорогенеза – образование тетрад.

VII этап – формируется одноядерная пыльца, усиленно растут лепестки, которые значительно превосходят по размерам чащелистики и тычиночные трубки. В конце этапа в пыльниках образуется двухъядерная пыльца. Кроме того, наблюдается довольно интенсивный рост междуузлий генеративного побега.

VIII этап – переход к видимой бутонизации.

IX этап – цветение. В связи с тем, что вика яровая – самоопыляющееся растение, процесс оплодотворения у нее завершается еще на VII этапе в фазе бутонизации, до фазы цветения.

X-XII этапы – процессы формирования и созревания плодов и семян.

Весь органообразовательный процесс у вики, как и у других однолетних бобовых, можно разделить на три более крупных периода: первый период – формирование и рост вегетативных органов, включающий I и II этапы органогенеза; второй, период дифференциация генеративных органов – III-VIII этапы; третий период – формирование и созревание семян – IX-XII этапы.

По мере перехода от одного этапа к другому в онтогенезе вики наблюдается закономерная смена листьев по ярусам вдоль побега. С каждым последующим ярусом увеличивается число листочков в сложном листе на 1-2 пары. Увеличение числа листочков в листе по ярусам коррелятивно связано с развитием и происходит до тех пор, пока в одном из верхних ярусов

не заложится первый бутон, т. е. до V этапа органогенеза. С заложением первого цветка в последующих ярусах количество листочков не увеличивается, а остается на определенном для каждого сорта уровне или несколько уменьшается. Характер смены листьев вдоль побега тесно коррелирует с биологическими особенностями сорта и зависит от условий развития. У позднеспелых сортов с длительным периодом вегетативного роста наблюдается многократное повторение метамерных листьев, характерных для нижних ярусов, с числом листочков от 2 до 6. Ярус заложения первого цветка характеризует также продолжительность II этапа органогенеза.

Так, у скороспелых сортов II этап в условиях средней полосы проходит за 15-20 дней, первый цветок на главном стебле закладывается за 15-16-м ярусом листьев, а у среднепозднеспелых с более продолжительным II этапом – за 20-21-м ярусом листьев. Ярус заложения первого цветка зависит не только от биологических особенностей сорта, но и от условий развития.

Особенности онтогенеза многолетних бобовых трав

Важнейшая биологическая особенность многолетних бобовых — их способность образовывать несколько поколений побегов. Каждый побег представляет собой однолетник, но на следующий год из запасных почек, расположенных в корневой шейке или в месте перехода главного стебля в корень, формируются новые побеги. Это свойство носит название вегетативного возобновления. У желтой люцерны и некоторых других трав запасные почки есть не только на корневой шейке, но и на верхней части корня. Такие травы называются корнеотрысковыми. Кроме того, в пазухах каждого листа, у основания стеблевого листа, также формируются запасные почки, из которых при подкапывании вырастают боковые побеги.

В зависимости от образа жизни многолетние бобовые подразделяют на озимый и яровой типы. К первой группе относят клевер красный, эспарцет обыкновенный и донник. В год посева у них развиваются розетка листьев и укороченный главный побег, в последующие годы — одно поколение генеративных побегов, дающее один полноценный укос. К растениям ярового типа относятся клевер шабдар, эспарцет песчаный, закавказский. В первый же год при весеннем посеве (беспокровно) у них образуется большое число генеративных побегов и урожай семян; в последующие годы у таких растений формируются два и более поколений генеративных побегов, что позволяет сделать несколько укосов.

Ботанические и биологические особенности. Известно более 20 видов клевера, однако наибольшее распространение имеют красный, или луговой, — *Trifolium pratense* L., розовый, или гибридный (шведский), — *T. hybridum* L. и белый, или ползучий, — *T. repens* L.

Клевер красный относится к семейству бобовые, к группе многолетних растений. В диком состоянии распространен в различных районах бывшего СССР, в Европе, Азии, Америке. В культуре по сравнению с другими видами он занимает наибольшие площади. В зависимости от условий произрастания продолжительность жизни составляет от 2-3 до 15 лет. В полевых условиях его выращивают, как правило, в течение 2-4 лет.

Корневая система клевера красного состоит из стержневого корня и большого количества боковых и гипокотильных придаточных корней. Глубина проникновения их в почву 1,5-2 м и в стороны – до 60-70 см. Главная масса корней располагается в 20-30-сантиметровом слое почвы. Интересно, что зона кущения (разросшаяся эпикотильная часть) может втягиваться в почву на 1,5-4,0 см и сохраняет способность к отрастанию в неблагоприятных метеорологических условиях и при срывывании животными.

Стебель укороченный, ветвящийся, достигает 40-50 см высоты, прямостоячий или приподнимающийся. Кроме главного стебля из пазух семядольных листьев, из эпикотиля и пазух нижних узлов образуются боковые побеги от 15 до 30 и более на одном растении. Листья сложные, тройчатые, сверху имеют светлое треугольное пятно. Прилистники пленчатые, с зелеными или фиолетовыми жилками, часто удлиненной формы.

Размеры пластинок листочка у клевера красного в значительной степени зависят от площади питания, освещения, уровня минерального питания и других факторов. В свою очередь от площади листьев и их массы зависит урожай зеленой массы, так как существует прямая связь между урожаем, площадью листьев и массой единицы площади листа. На формирование величины ассимиляционной поверхности большое влияние оказывают компоненты травосмеси (при смешанных посевах).

Соцветие клевера – шаровидная или удлиненная, почти сидячая головка диаметром до 2,5 см. В головке от 3 до 100 мелких цветков с красно-фиолетовой окраской венчика. Для клевера характерно перекрестное опыление пчелами и шмелями.

Плод – одно, реже двусемянный боб, семена округло-яйцевидные, сплюснутые, гладкие, блестящие, канареечно-желтого цвета, с примесью семян фиолетовой окраски. Масса 1000 семян 1,5-2,0 г. При долгом хранении семена теряют блеск, буреют, однако посевные качества сохраняют.

Клевер красный влаголюбив: оптимальная влажность почвы в период интенсивного роста зеленої массы должна быть не ниже 70-80 % от полевой влагосемкости. Однако избыток воды в почве нежелателен, так как он подавляет жизнедеятельность клубеньковых бактерий. Транспирационный коэффициент для позднеспелого клевера 500-600, для раннеспелого – 390-400.

Снижение обеспеченности клевера красного водой приводит к уменьшению содержания свободной воды в листьях, при этом увеличивается осмотическое давление клеточного сока на проницаемость цитоплазмы.

В течение вегетации меняется содержание различных фракций воды в листьях. В первый год жизни больше связанной воды, в последующий год количество ее резко снижается. Вследствие колебания в количестве разных фракций воды уменьшается и синтез органических веществ. Отмечено, что содержание фракций воды зависит от сроков и способов посева, норм высеива и т. д. Клевер относится к группе умеренно теплолюбивых культур. Прорастание семян начинается при температуре 2-3° С, но идет медленно. При 10-15° С и оптимальной влажности почвы всходы клевера появляются через 6-8 дней. В фазе всходов (I этап) растения неустойчивы к отрицательным температурам, но морозостой-

кость резко повышается при образовании розетки из 4-6 настоящих листьев. Так, северный позднеспелый клевер в зоне корневой шейки может переносить температуру до -20°C и южный раннеспелый до -5°C . Таким образом, очень важно, чтобы растения ушли в зиму на II этапе органогенеза.

Клевер – длиннодневное теневыносливое растение, в связи с чем его высевают под покров различных культур. Установлено, что теневыносливость у растений повышается с появлением – 4-5 настоящих листьев (II этап органогенеза).

Хорошо удается клевер на дерново-подзолистых, серых лесных почвах, черноземах, каштановых и др. Клевер чувствителен к кислым почвам, поэтому перед посевом такие почвы необходимо известковать. Оптимальной pH почвы для клевера считается 6-7.

Этапы органогенеза. Установлено, что растения клевера красного в своем развитии проходят 12 этапов органогенеза (рис. 13).

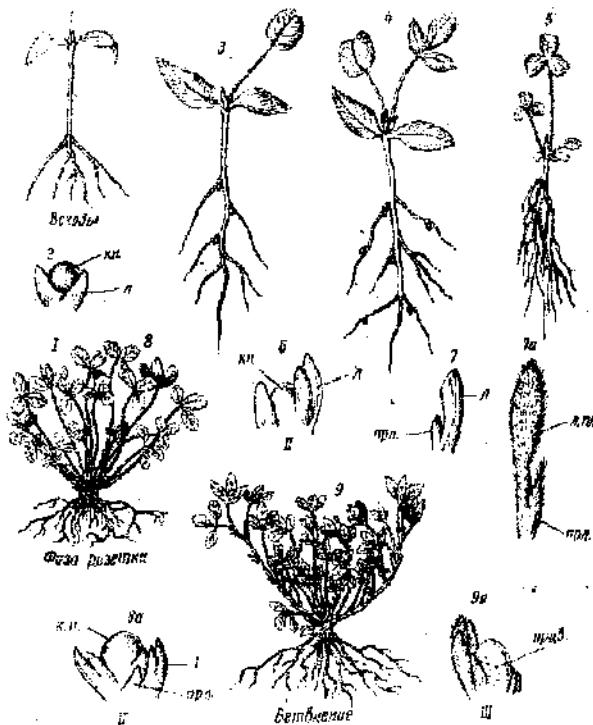


Рис. 13. Фазы развития и этапы органогенеза клевера красного (по Е. И. Ржановой):
 1 – всходы; 2 – конус нарастания на I этапе; 3 – появление простого листа; 4 – появление 1-го настоящего листа; 5 – появление трех листьев; 6 – конус нарастания на II этапе; 7 – внутренний лист почки, 7а – наружный лист почки; 8 – растение в фазе розетки, 8а – конус нарастания на II этапе; 9 – фаза ветвления, 9а – конус нарастания на III этапе;

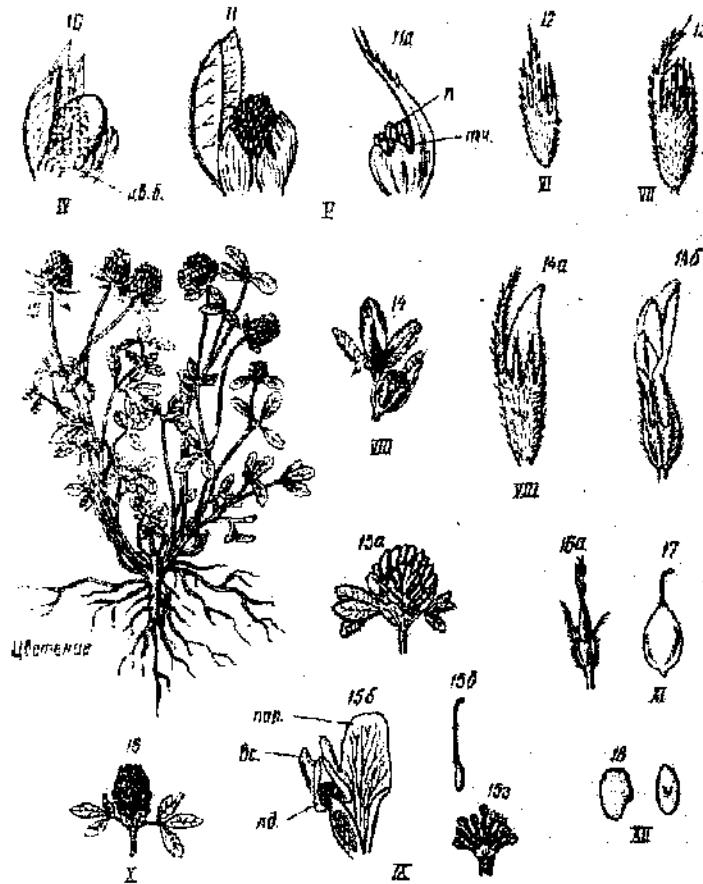


Рис. 13. Продолжение:

10 – соцветие на IV этапе; 11 – соцветие на V этапе; 11а – цветок на V этапе; 12 – бутон на VI этапе; 13 – бутон на VII этапе; 14 – соцветие на VIII этапе; 14а, 14б – цветок на VIII этапе (14а – вид сбоку, 14б – вид со стороны лодочки); 15 – фаза цветения, 15а – соцветие на IX этапе, 15б – цветок, 15в – пестик, 15г – тычинки; 16 – соцветие на X этапе, 16а – плод; 17 – плод на XI этапе; 18 – семена XII этапе; кн. – конус нарастания, л – лист, прицв. – прицветник, п – пестик, тч. – тычинка, лд. – лодочка, вс. – весла, пар. – парус, цв.б. – цветковые бугорки.

Особенность клевера красного, отличающая его от других бобовых, состоит в том, что у него ветвление моноподиального типа, при котором цвет-

точный побег не является продолжением главной оси растения. У разных сортов конус нарастания центральной оси задерживается на II этапе органогенеза и как бы поддерживает растение в ювенильном состоянии, обеспечивая процесс побегообразования, боковые же побеги переходят к последующим этапам генеративного развития.

На III-IV этапах развивается соцветие головка, и оба эти этапа проходят быстро. На V этапе формируется цветок, VI этап – микро- и мегаспорогенез. На VII этапе осуществляется гаметогенез, в пыльниках образуется двухъядерная пыльца. На VIII этапе завершаются процессы формирования всех органов соцветия, он соответствует фенофазе бутонизации. IX этап – цветение и оплодотворение. X этап характеризуется ростом и формообразовательными процессами, обеспечивающими характерное для клевера строение и форму плода. Внешне этот этап определяется по увяданию венчиков цветков (увядание головок). На XI этапе в семени накапливаются питательные вещества, на XII – завершается дифференциация зародыша и эндосперма, семена созревают.

К многолетним бобовым травам относится люцерна, которая по питательной ценности занимает первое место среди кормовых растений. Наибольшее значение имеют два вида: люцерна посевная, синяя (*Medicago sativa L.*) и люцерна желтая, серповидная (*Medicago falcata L.*). Эти виды легко скрещиваются между собой, при этом образуется гибридная люцерна, получившая широкое распространение в производстве благодаря высокой урожайности и хорошему, высокобелковому корму. Особенно ценна люцерна как витаминный корм для животных.

Ржанова Е.И. и Ахундова В.А. выявили в жизненном цикле люцерны также 12 этапов органогенеза (рис. 14).

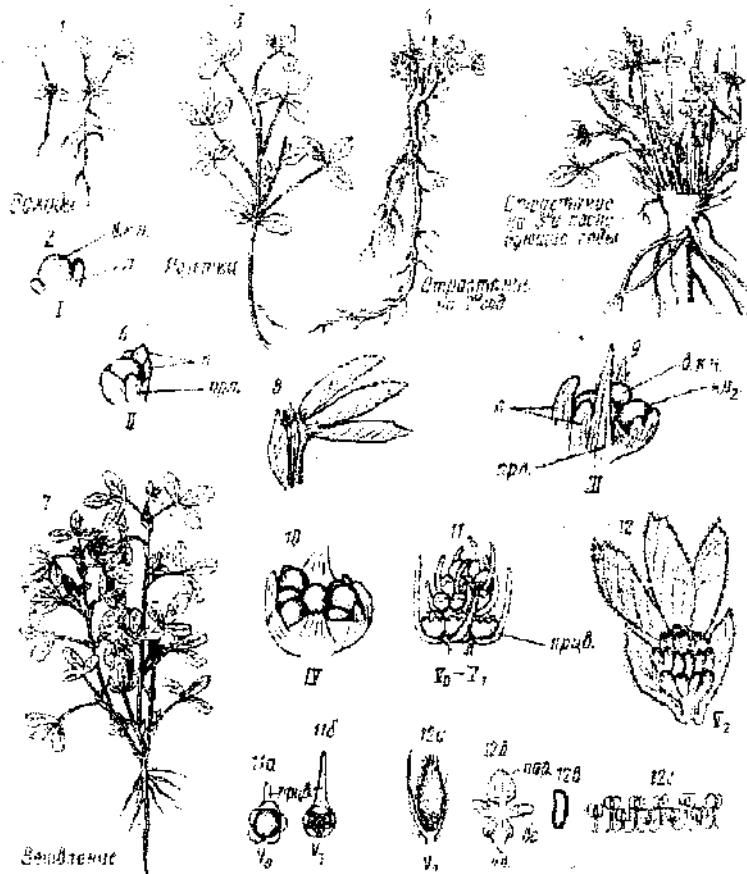


Рис. 14. Фазы развития и этапы органогенеза люцерны посевной (по В.А. Ахундовой):
 1 – всходы; 2 – конус нарастания на I этапе; 3 – розеточное растение; 4 – отрастание на 2-й год жизни; 5 – отрастание на 3-й и последующие годы; 6 – конус нарастания на II этапе; 7 – ветвление; 8 – лист и прилистники, закрывающие верхушечную почку побега; 9 – верхушечная почка на III этапе; 10–IV этап; 11 – соцветие в начале V этапа. 11а – цветок на V₀ подэтапе, 11б – цветок на V₁ подэтапе; 12 – соцветие в конце V₂ этапа, 12а – цветок, 12б – элементы, венчика, 12в – пестик, 12г – тычинки; в. к. н. – верхушечный конус нарастания, я – лист, х. н. – конус нарастания 2-го порядка, прл. – прилистник, прцв. – прицветник, пар. – парус, лод. – лодочка, вс. – весла;

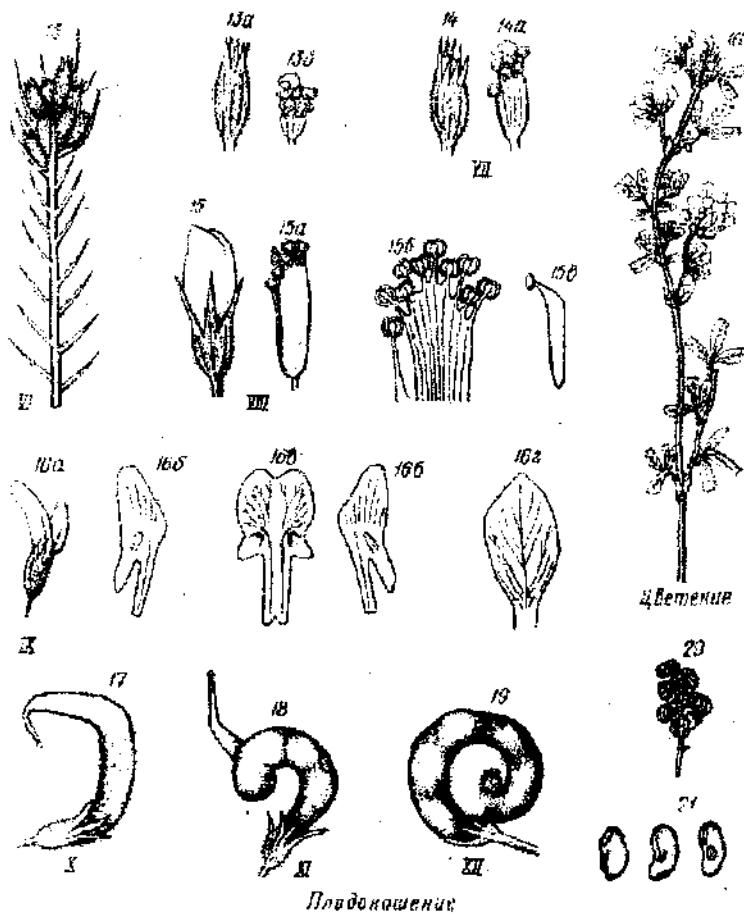


Рис. 14. Продолжение:

13 – соцветие на VI этапе, 13а – цветок, 13б – пестик и тычинки; 14 – цветок на VII этапе, 14а – пестик и тычиночная трубка; 15 – цветок на VIII этапе, 15а – тычинки, тычиночная трубка и пестик; 15б – развернутая тычиночная трубка, 15в – пестик; 16 – побег в фазе цветения, 16а – цветок на IX этапе, 16б – весла, 16в – лодочка, 16г – парус; 17 – плод на X этапе; 18 – плод на XI этапе; 19 – плод на XII этапе; 20 – кисть с плодами на XII этапе; 21 – семена.

Особенности онтогенеза многолетних злаковых трав

Многолетние злаковые травы характеризуются неограниченным кущением и вегетативным возобновлением, что позволяет использовать их в течение многих лет. Новые побеги развиваются из узлов кущения (нижняя часть материнского побега, состоящая из укороченных и сближенных междоузлий). В пазухах листьев на укороченных побегах закладываются почки, из которых образуются побеги трех типов: плодоносящие (генеративные), вегетативные удлиненные и вегетативные укороченные. Вегетативные побеги в год их образования не дают генеративных органов. На следующий год из укороченных вегетативных побегов часто развивается генеративный побег.

У сформировавшихся многолетних злаков в отличие от однолетних отмечаются два периода кущения: летне-осенний и весенний. У всех многолетних трав побеги летне-осеннего кущения на следующий год формируют генеративные органы и плодоносят. Побеги весеннего кущения у одних видов трав в течение лета остаются укороченными (не образуют соломинки), а у других могут образовать соломинку, но не плодоносят, хотя у них развиваются зачаточные генеративные органы. Такие побеги называют удлиненными.

Наиболее ценные злаковые многолетние травы – тимофеевка луговая, ос燕ница луговая, костер безостый, райграс высокий и другие.

Тимофеевка – одна из важнейших культур полевого травостоя.

Ботанические особенности. Тимофеевка относится к роду *Phleum* L., в который входят 11 видов. Из них вид *Ph. pratense* L. имеет наибольшее распространение, в культуре.

Тимофеевка луговая – многолетний рыхлокустовой злак. Корневища короткие, с многочисленными мочковатыми корнями, расположенные в верхних горизонтах почвы. Стебли полые, щитниковые, прямостоячие или коленчатоизогнутые в нижних междоузлиях, в последнем случае образуются более или менее рыхлые распластанные кусты. Характер куста меняется под влиянием внешних условий. Высота стебля у прямостоячих форм колеблется от 60 до 100 см, у распластанных – от 25 до 40 см. Стебли устойчивы к полеганию, у основания имеют луковищеобразные утолщения, которые служат местом отложения запасных (инулинообразных) веществ. Число стеблей на одном растении сильно варьирует, по некоторым данным – от 6 до 280. Междоузлий бывает от 4 до 8.

У многолетних злаков, в частности у тимофеевки луговой, отмечают два периода усиленного кущения: весенний и летне-осенний. Образование новых побегов весной у растений 1-го года жизни начинается обычно на 15-20-й день после появления всходов и продолжается до начала выхода в трубку главных побегов. Летне-осеннее кущение проходит в фазу цветения главных побегов и длится до наступления зимы. Большинство плодоносящих побегов 2-го года образуется из укороченных побегов летне-осеннего кущения.

В кусте тимофеевки луговой различают три вида побегов:

- 1) плодоносящие, имеющие нормально развитую соломинку и заканчивающиеся соцветием; 2) удлиненные вегетативные с вполне развитой

соломиной, относительно короткими междуузлиями, но не несущие соцветия; 3) укороченные вегетативные, составляющие в основном зеленую массу нижнего яруса травостоя (подсед). Соотношение плодоносящих и вегетативных побегов зависит от возраста и условий выращивания. В плохих условиях выращивания количество плодоносящих побегов уменьшается.

Листья у тимофеевки луговой линейные, плоские, в основном мягкие, длиной от 5 до 30 см, шириной от 0,4 до 1,5 см, с голыми или опущенными влагалищами, окраска листьев от светло-зеленой до темно-зеленой.

Соцветие – колосовидная метелка, называемая султаном. Веточки султана срастаются с главной осью и при сгибании соцветия не теряют своей цилиндрической формы. Длина султанов колеблется от 1 до 20 см и более. Они варьируют не только по величине, форме и рыхлости, но и по характеру ветвления: различают султаны с лопастным и верхушечным ветвлением.

Колоски тимофеевки луговой однокветковые, продолговато-клиновидной формы, сжатые с боков. Плод – зерновка, семена округло-овальной формы, мелкие, легко отделяющиеся от пленок, светло-серые. Масса 1000 семян колеблется от 0,25 до 0,75 г.

Тимофеевка луговая относится к яровому типу многолетних злаков. Плодоносящие побеги образуются в первый год жизни.

Фенология развития и роста. У тимофеевки луговой, как и у однолетних злаков, в год посева различают следующие фазы развития: прорастание семян, всходы, кущение, выход в трубку (стеблевание), колошение, цветение и созревание семян. Помимо этих фаз у многолетних злаков, в том числе у тимофеевки, отмечается начало весеннего отрастания перезимовавших побегов и отрастание побегов после скашивания.

Фазу всходов определяют по развертыванию первого настоящего листа, фазу кущения – по появлению первых листочек боковых побегов. Далее при ведении фенологических наблюдений у тимофеевки луговой необходимо различать фазу выхода в трубку и вынос зачаточного соцветия вверх у генеративных побегов и фазу стеблевания удлиненных вегетативных побегов.

Несмотря на морфологическое сходство тех и других побегов в раннем периоде, они резко отличаются по циклу развития.

Цикл развития генеративных побегов заканчивается образованием семенного потомства, а удлиненные вегетативные побеги отмирают и семенного потомства не дают. В фазе выхода в трубку различить эти два рода побегов можно по состоянию конуса нарастания, вскрыв влагалища листьев.

Фаза колошения характеризуется появлением из влагалища верхнего листа стебля верхушки султана. Фаза цветения отмечается при созревании пыльников в цветках колосков, расположенных в верхней части султана, фаза созревания – при полной спелости семян.

Этапы органогенеза. В литературе описание этапов органогенеза обычно тесно связано с прохождением растениями тимофеевки фенологических фаз.

При обычных весенних сроках сева, а также при весеннем отрастании стадия яровизации проходит, когда побеги имеют 3–4 листа. В этот период

дифференцированном состоянии на I этапе органогенеза (рис. 15) и представляет собой верхушечную почку побега. После завершения I этапа у основания конуса формируются сильно сближенные узлы стебля с зачаточными настоящими стеблевыми листьями, и растения переходят ко II этапу.

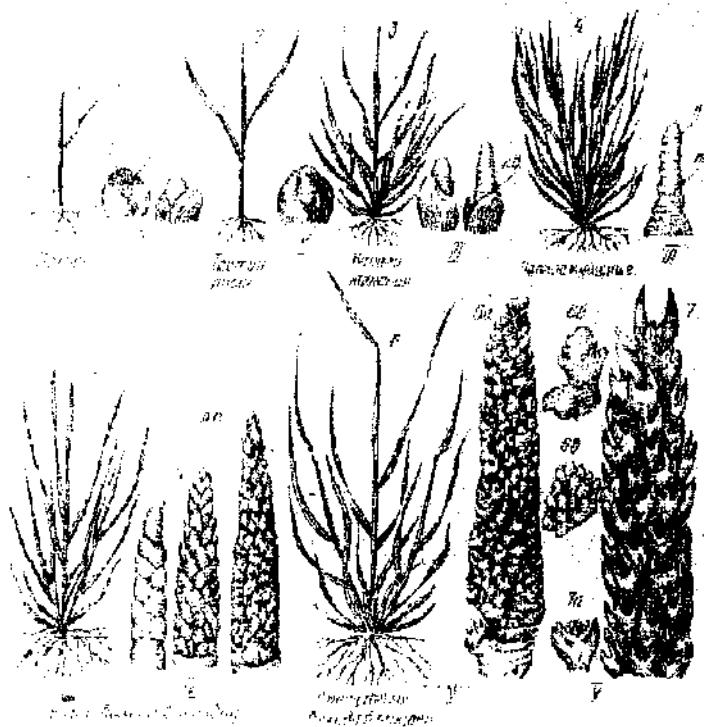


Рис. 15. Фазы развития и этапы органогенеза тимофеевки луговой
(по Е. И. Ржановой):

1 – фаза всходов, конус нарастания недифференцирован – I этап; 2 – фаза трех листьев, у основания конуса нарастания формируются узлы и междуузлия стебля, листовые зачатки – II этап; 3 – начало кущения, дифференциация оси соцветия – III этап; 4 – полное кущение – конус нарастания на III этапе; 5 – начало выхода в трубку, дифференциация лопастей соцветия – IV этап; 6 – конец фазы выхода в трубку – формирование цветковых бугорков, ба – соцветие на V этапе, ба – зачаточный колосок, ба – зачаточная лопасть соцветия; 7 – соцветие в период формирования колосковых чешуи, тычинок и пестика, 7а – зачаточный колосок; к. н. – конус нарастания, л. – лист, л. в. – листовой валик, лл. – лопасть.

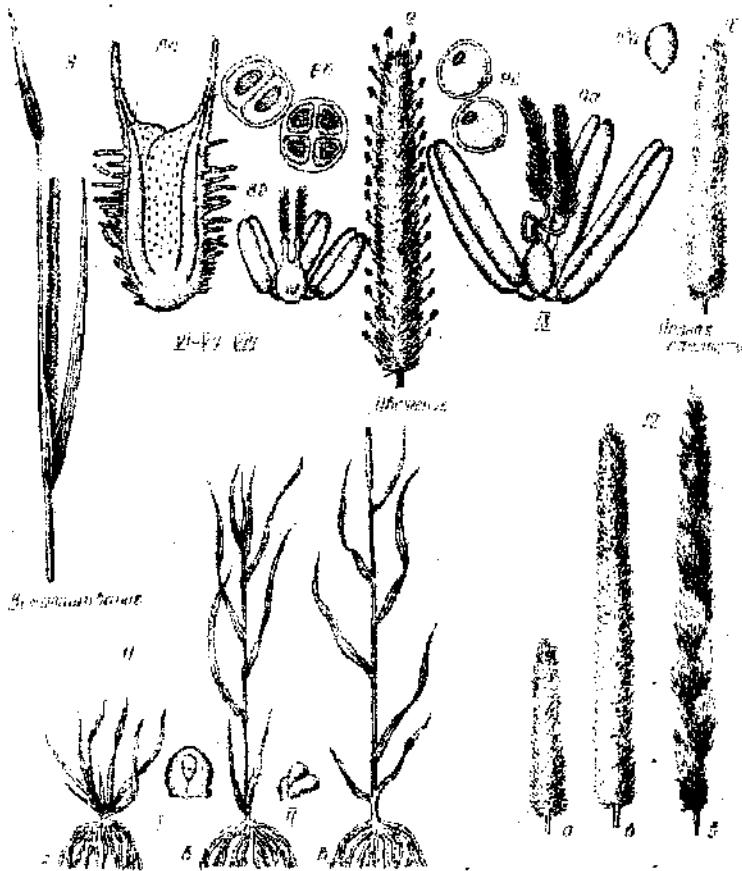


Рис. 15. Продолжение:

8 – начало выкашивания (образование тетрад, семяпочек и усиленный рост соцветия, колосковых и цветковых чешуй) – VI–VII этапы, 8а – колосок, 8б – цветок, 8в – тетрады; 9 – султан тимофеевки в фазу цветения – IX этап, 9а – цветок перед цветением, 9б – пыльца; 10 – султан в фазу полной зрелости семян, 10а – семя; 11 – схема, показывающая разнокачественность побегов тимофеевки луговой (а – укороченный вегетативный побег, конус нарастания на I этапе, б – удлиненный вегетативный побег, конус нарастания на II этапе, в – генеративный побег); 12 – различная величина и форма султанов тимофеевки луговой (а – султан растений 1-го года жизни, б – султан растений 2-го года жизни, в – султан лопастного типа ветвления).

В фазу начала кущения при образовании 3-4 листьев на первом побеге начинается вытягивание конуса нарастания и формирование сегментов конуса и узлов – III этап. При нормальных условиях из этих сегментов развивается главная ось соцветия, а в каждом узле – зачаточный кроющий лист в виде валика меристематической ткани. Вслед за образованием кроющих листьев-валиков растения переходят к IV этапу, на котором начинают формироваться генеративные бугорки. Эти бугорки закладываются в пазухах кроющих листьев и представляют собой конуса нарастания осей 2-го порядка соцветия. Заложение кроющих листьев и генеративных бугорков идет вдоль конуса нарастания почти одновременно, но генеративные бугорки растут значительно быстрее, образуя особого рода наплывы меристематической ткани, которая прикрывает собой кроющие листья-валики.

При дифференциации генеративные бугорки сначала вытягиваются в длину, а затем на них образуются 3-4 сегмента. Каждый из сегментов конусов нарастания 2-го порядка дает начало лопасти султана. Дальнейшая дифференциация генеративных бугорков идет путем многократного деления каждой зачаточной лопасти на три бугорка; каждый из образовавшихся бугорков в свою очередь образует три новых бугорка и т. д. В результате деления, представляющего собой особого рода ветвление, из каждого генеративного бугорка образуются зачаточные лопасти, дающие группы меристематических бугорков, из которых при дальнейшей дифференциации формируются одноцветковые колоски.

Когда на побеге появляется 5-6 листьев, вытягивается первое нижнее междуузлие; конус нарастания выносится на высоту 0,5-1 см от основания побега. В каждой отдельной лопасти развитие верхнего колоска всегда опережает развитие нижнего, он наиболее крупный и дифференцированный.

Дифференциация колосков на V этапе начинается с закладки колосковых чешуй и нижней цветковой чешуи. Одновременно растут тычинки и пестик, что характерно для VI этапа. После этого усиленно растут колосковые чешуи, которые довольно быстро достигают размеров, обычных для вполне развитого колоска. Одновременно формируются и растут цветковые чешуи.

Почти одновременно с дифференциацией тычинок формируется пестик. Первоначально завязь образуется в виде бугорка с небольшим углублением посередине; после этого начинается вытягивание и последующее развитие долей перистого рыльца. Перед цветением рыльца сильно удлиняются, а во время цветения быстро расправляются и выбрасываются из цветка. Цветковые пленки – лодыжки закладываются у основания нижней цветковой чешуи почти одновременно с пыльниками.

В период окончания формирования органов цветка (пестиков и тычинок — VII этап) начинается усиленный рост членников соцветия и 4-5 междоузлий стебля. На VII этапе зачаточное соцветие выносится на высоту 9-10 см от основания побега; побеги находятся в фазе выхода в трубку. На этом же этапе органогенеза завершается рост в длину всех покровных органов цветка и колоса. VIII этап — колошение; IX — цветение и оплодотворение; X — формирование зерновки; XI — молочная спелость; XI I — полное созревание семян.

Нормальный ход развития соцветия тимофеевки луговой во многом зависит от условий выращивания, причем особо важную роль играет световой режим. Тимофеевка луговая относится к растениям, очень чувствительным к длине дня, напряженности и качеству света. Продолжительность дня — одно из важных условий развития растений и формирования органов плодоношения (Ржанова, 1957).

Задержка на III этапе в условиях, достаточно благоприятных для роста, ведет к увеличению числа сегментов конуса нарастания. Замедленное прохождение III этапа в 1-й год жизни тимофеевки луговой и уход ее в зиму с вытянутыми сегментированными конусами нарастания приводит к образованию крупносултаных форм на 2-м году жизни. Этим же объясняется различие в величине султана весенних и летних побегов у растений 1-го года жизни. Задержка в развитии на IV этапе ведет к формированию аномальных ветвистых форм султана так называемого лопастного типа.

При прохождении VI и VII этапов на коротком дне отмечаются и отклонения в формировании колосков: колосковые чешуи растут, а цветок в колоске не дифференцируется. В тех же случаях, когда задержка в развитии отмечается в период формирования органов цветка, наблюдаются отклонения в строении пестиков, тычинок и покровных органов: многотычиночность, многопестичность, увеличение числа лопастей рыльца; вместо обычных двух колосковых чешуи образуются три, вместо одного цветка в колоске — два и др. Начальный период роста и развития тимофеевки луговой от всходов до кущения длинный и может проходить при сравнительно высоких весенне-летних температурах. Она относится к группе длиннодневных растений. Как многолетний злак тимофеевка луговая в 1-й год жизни не дает укоса. Пользование ею начинается со 2-го года, но наибольший укос получают на 3-й год. При смешивании с клевером в 1-й год пользования клевер преобладает над тимофеевкой, во 2-й год начинает преобладать тимофеевка, а в последующие годы остается почти одна тимофеевка. Семена прорастают при температуре 3-5°С. Весной во влажной почве и при более высокой температуре (15-18° С), дружные всходы появляются на 6-8-й день. Тимофеевка отличается высокой зимостойкостью.

Кустистость тимофеевки высокая, в среднем 10-13 стеблей. Кущение длится почти весь вегетационный период. Отрастает она медленно, зацветает поздно, период между выметыванием и зацветанием продолжительный (18-20 дней). На протяжении первой декады после выметывания суточные приросты тимофеевки в высоту значительные (до 3 см), но перед цветением резко падают (до 0,2-0,3 см).

Продолжительность периода от появления всходов до начала плодоношения зависит от происхождения популяций и сортов тимофеевки луговой. Плодоношение в 1-й год жизни зависит от сроков сева: чем позже посажена тимофеевка, тем меньше побегов выколачивается. Длина вегетационного периода от начала весеннего отрастания до созревания семян в разных зонах выращивания колеблется от 80 до 150 дней.

Цветет тимофеевка луговая рано утром (в 3-4 часа утра). Обычно первыми раскрываются цветки верхней части соцветия. Установлено, что температура в период цветения должна быть не ниже 10°C. Опыление перекрестное, с помощью ветра. При возделывании на семена рекомендуется провести дополнительное опыление в утренние часы (с 4 до 7) в период массового цветения. Семена созревают через 20—30 дней после цветения.

Тимофеевка — влаголюбивое растение и плохо мирится как с почвенной, так и с воздушной засухой. Она малотребовательна к почвенному плодородию, хорошо выносит слабокислые почвы (рН 4,5-5), но на сильнощелочных растет плохо. В травосмесях продолжительность жизни достигает 5-6 лет.

К группе кормовых злаковых трав относится райграс высокий (род *Arthenatherum*, включающий 8 видов). В нашей стране род представлен двумя близкими видами: райграсом высоким — *A. elatius* (L.) M. et K. и райграсом Котчи — *A. Kotshyi* (L. M. et K.). В жизненном цикле райграса высокого отмечено 12 этапов органогенеза (рис. 16).

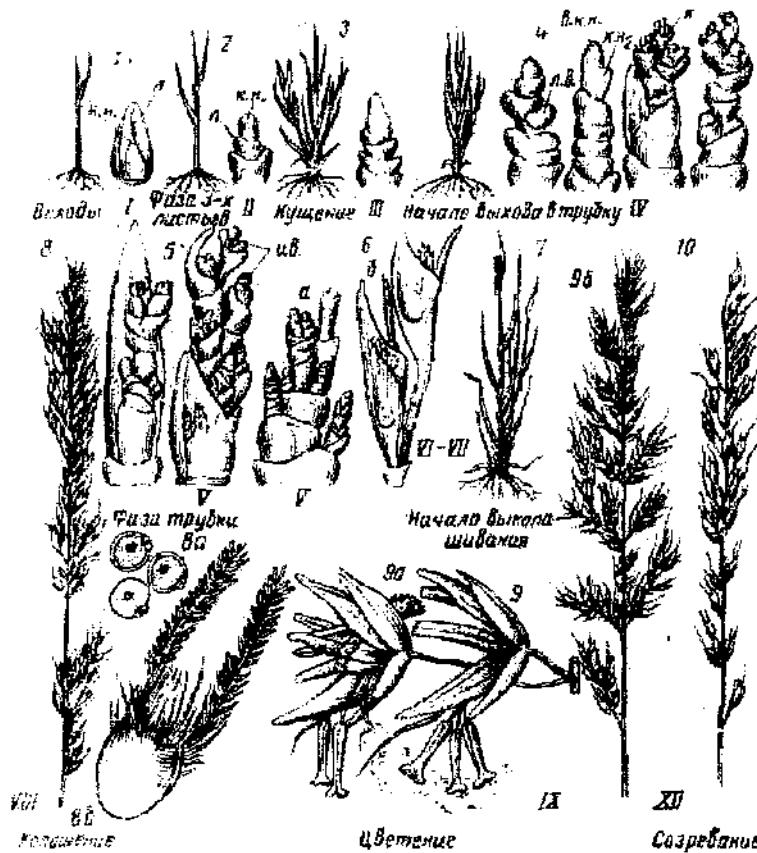


Рис. 16. Этапы дифференциации конуса нарастания у райграса высокого (по Е. И. Ржановой):

1 – недифференцированный конус нарастания – I этап; 2 – дифференциация зачаточного стебля на узлы и междуузлия, формирование зачаточных кроющих листьев – II этап; 3 – вытягивание конуса нарастания и начальная сегментация оси соцветия – III этап; 4 – последующая дифференциация конуса нарастания на IV этапе; 5 – дифференциация цветков в верхних колосках – V этап; 6 – разнокачественность колосков в метелке (а – нижние колоски метелки, б – верхние колоски метелки) на VI–VII этапах; 7 – начало выколачивания – VII–VIII этапы; 8 – колошление – VIII этап, 8 α – одноядерная пыльца, 8б – пестик; 9 – начало цветения – IX этап, 9 α – колоски во время цветения, 9б – метелка во время цветения; 10 – метелка на XII этапе; к. н. – конус нарастания, в. к. н. – верхушечный конус нарастания, к. н. – конус нарастания 2-го порядка, л. в. – листовой валик, л. – лист, к. колосок, цв. – цветок.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ахундова В.А. Морфофизиологические особенности развития бобов в связи с их семейной продуктивностью: Экспериментальный морфогенез. – М., 1972. – С. 65-12.
2. Керефов К.Н. Биологические основы растениеводства. – М.: Высшая школа, 1975. – С. 408.
3. Коренев Г.В., Подгорный П.И., Щербак С.И. Растениеводство с основами селекций и семеноводства. – М.: Колос, 1983. – С. 511.
4. Куперман Ф.М. Морфофизиология растений. – М., 1977. – С. 287.
5. Львова И.Н. Проблема пола и ортогенез растений. – М., 1976. – С. 94.
6. Ничипорович А.А. Теория фотосинтетической продуктивности и рациональное направление селекции по повышению продуктивности: Физиологические основы повышения продуктивности зерновых культур. – М., 1975. – С. 410.
7. Ржанова Е.И. Биологические основы культуры многолетних злаков. – М., 1957. – С. 164.
8. Ржанова Е.И., Ахундова В.А. Физиология роста и развития зернобобовых растений: Физиология растений. – М., 1970. – Т. 6. – С. 34-60.
9. Ржанова Е.И. Морфофизиологические характеристики культурных видов Тритиковых. Авт. д.б.н. – 1975. – С. 48.
10. Руденко А.И., Щиголев А.А. Руководство к определению фаз развития с/х растений. – М.: МОИП, 1967. – С. 82.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
Раздел 1. Зерновые и крупынные культуры	4
Особенности онтогенеза овса	4
Особенности онтогенеза проса	8
Особенности онтогенеза гречихи	13
Особенности онтогенеза риса	17
Раздел 2. Зернобобовые культуры	22
Особенности онтогенеза гороха	22
Особенности онтогенеза сои	28
Раздел 3. Клубнекорнеплоды	32
Особенности онтогенеза картофеля	32
Особенности онтогенеза сахарной свеклы	37
Раздел 4. Масличные культуры	43
Особенности онтогенеза подсолнечника	43
Особенности онтогенеза клещевины	48
Раздел 5. Бахчевые культуры	53
Особенности онтогенеза дыни	53
Раздел 6. Кормовые травы	57
Особенности онтогенеза однолетних бобовых	57
Особенности онтогенеза многолетних бобовых трав	61
Особенности онтогенеза многолетних злаковых трав	68
Литература	76

УЧЕБНОЕ ИЗДАНИЕ

Гидова Эльза Мисостовна

БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ

МАТЕРИАЛЫ СПЕЦКУРСА

Для специальности: 010900 – Биология

Редактор *Л.П. Кербнева*

Компьютерная верстка *Е.Х. Гергоковой*

Изд. лиц. Серия ИД № 06202 от 22.11.96.

В печать 06.05.2003. Формат 60x84 1/16.

Печать трафаретная. Бумага газетная. 4.65 усл.п.л. 4.0 уч.-изд.л.

Тираж 100 экз. Заказ № 3799.

Кабардино-Балкарский государственный университет.

360004, г. Нальчик, ул. Чернышевского, 173.

Полиграфическое подразделение КБГУ
360004, г. Нальчик, ул. Чернышевского, 173.