

ФАУНА, ФЛОРА

УДК 581.45

**ОСОБЕННОСТИ МОРФОГЕНЕЗА *LUPINUS ANGUSTIFOLIUS* L.
IV. ПОТЕНЦИАЛ ПЛОДООБРАЗОВАНИЯ И ОСОБЕННОСТИ
ЕГО РЕАЛИЗАЦИИ У НЕКОТОРЫХ СОРТОВ****З.П. Воронова, В.В. Мурашёв***(лаборатория биологии развития растений; e-mail: vvmur@hotmail.ru)*

Проведенные исследования показали, что наибольшим потенциалом плодообразования обладает сорт Немчиновский 846, у сорта Ладный он в 2 раза меньше, у сорта Дикаф 14 — на 1/4. Его формированию способствует у стандартного сорта Немчиновский 846 — повышенный температурный режим, а у сорта с ограниченным ветвлением — избыточное количество осадков. Реальное плодообразование определяется за счет главного побега и, в зависимости от погодных условий, в среднем у сорта Немчиновский 846 составило 19% от потенциальной продуктивности, у сорта Ладный 10% в верхушечной кисти и 53% в пазухах листьев, у сорта Дикаф 14 соответственно 15 и 48%.

Ключевые слова: *Lupinus angustifolius*, морфогенез, ветвление, побеговые системы, внутривидовая изменчивость.

Как у главных, так и боковых побегов изучаемых сортов терминальные меристемы обычно дифференцируются в верхушечное соцветие — кисть. Главная ось соцветия может достигать 2/3 от длины побега. Часть междоузлий генеративной сферы удлинена (в базальной части), а часть укорочена (в терминальной части). Длина боковых осей (цветоножек) различна, варьируя от хорошо развитых в нижней части до укороченных в верхней. Терминальный цветок отсутствует. Цветки в соцветии распускаются акропетально.

Не все заложившиеся генеративные органы *L. angustifolius* имеют завершённый цикл развития. Часть из них отмирает на различных этапах органогенеза. Величина редукции зависит от элемента продуктивности, видовой и сортовой специфики растений, агрометеорологических условий.

Согласно гипотезе А. Pigeaire (Pigeaire et al., 1985), созревание бобов на боковом побеге у люпина происходит только при достаточном накоплении сухого вещества междоузлием побега предыдущего порядка, из пазухи листа которого развивается этот побег.

Процесс опадания репродуктивных органов у боковых в значительной мере зависит от отсутствия или наличия достаточного количества фотоассимилятов и элементов минерального питания в критические фазы развития растений, а также от распределения источников ассимилятов относительно их потребителей на растении. Предполагается, что образование избыточного количества репродуктив-

ных органов и их последующее опадание являются приспособительной стратегией, обеспечивающей максимальное завязывание плодов на случай потери их в результате неблагоприятных погодных условий, болезней и уничтожения вредителями (Bauhis, Clifford, 1991).

Структура соцветия *L. angustifolius* с акропетальным развитием обуславливает то, что формирование бобов из верхушечных цветков может быть ограничено слабым поступлением питательных веществ из расположенных ниже листьев. К тому же начало цветения на главном побеге обычно совпадает с активным ростом боковых побегов. Как показали исследования австралийских ученых Р. Farrington и J.S. Pate (1981), при существующей конкуренции за питательные вещества, увеличивающиеся вместе с объемом ветвей — основных потребителей ассимилятов, на долю соцветия во время цветения остается очень небольшая часть (менее 3%) в приросте сухого материала. Исследования с использованием C^{14} дали ряд дополнительных сведений (Pate, Farrington, 1981). Сами цветки наиболее активно потребляют ассимиляты в стадии почки и в меньшей степени после открытия. По данным S.J. Herbert (1979), развитие верхушечных цветков происходит быстрее, они имеют меньшую массу и обычно опадают на ранних стадиях развития.

Наблюдаемая асинхронность формирования цветков в пределах соцветия приводит к отставанию их развития и редукции (пятое правило органогенеза — см: Куперман и др., 1982). Органы, отстающие бо-

лее чем на 2—3 этапа от онтогенетически более продвинутых, приостанавливаются в развитии, а затем отмирают или переходят в состояние покоя. В результате разрыв между потенциальной продуктивностью сорта и реальными показателями может достигать значительных размеров.

Методика наблюдений, проводившихся нами, подробно изложена в статье З.П. Вороновой “Особенности морфогенеза некоторых форм *Lupinus angustifolius* L. I. Зависимость темпов органогенеза от агрометеорологических факторов” (Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология. 2007. № 3. С. 39—47).

Задачей настоящей работы было изучение морфофизиологических особенностей некоторых форм люпина узколистного с целью определения потенциала плодообразования и его реализации на разных этапах органогенеза, что является актуальной задачей не только в частной генетике и селекции, но и в плане получения данных о границах внутривидовой изменчивости растений.

Результаты и обсуждение

Ось соцветий всех порядков ветвления *L. angustifolius* L. начинает формироваться на III этапе органогенеза с удлинения конуса нарастания.

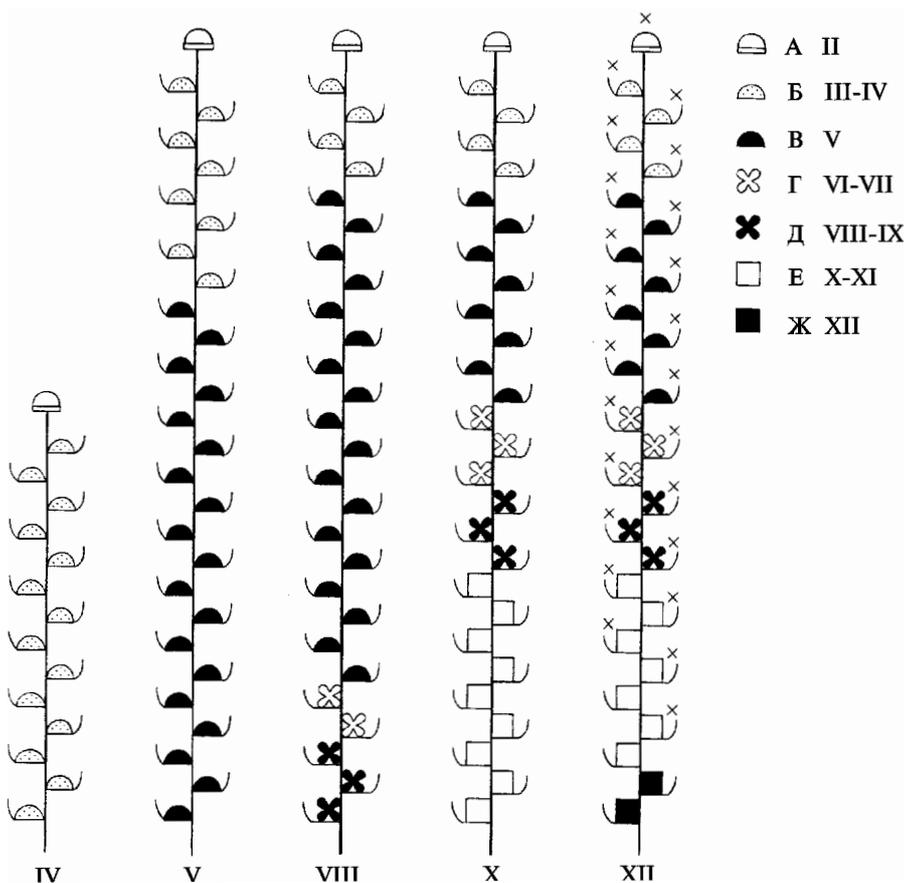


Рис. 1. Схема развития и редукции на IV, V, VIII, X, XII (А—Ж) этапах органогенеза главного соцветия *L. angustifolius*: А — вегетативная апикальная меристема (II этап органогенеза, × — знак отмирания (редукции) меристемы

Через 1—2 дня на ней образуются отдельные метамеры, включающие в себя брактей, в пазухах которых расположены префлоральные меристемы в виде отдельных бугорков (IV этап органогенеза). Каждый последующий метamer закладывается непосредственно в субапикальной части побега. Ранее заложившиеся метамеры постепенно переходят во флоральное состояние (V этап органогенеза), так как их заложение и развитие идет акропетально, наиболее развитыми в формирующемся соцветии оказываются базальные цветки.

В период оплодотворения и формирования первых бобов на соцветии представлен обширный спектр органогенеза — от еще недифференцированных флоральных зачатков (IV этап) в его терминальной части до вполне сформированных с завершенным гаметогенезом цветков (VIII этап) и завязавшихся бобов (IX этап) в базальной его части. С переходом растения к XI этапу органогенеза меристема апекса паренхиматизируется и постепенно отмирает. Созревает обычно лишь несколько бобов, сформировавшихся из цветков, заложившихся на соцветии в первую очередь в пазухах брактей (рис. 1). У стандартного сорта Немчиновский 846 формировалось в зависимости от погодных условий от 153 (1994 г.) до 180 (1993 г.) зачатков цветков (в среднем — 162) (табл. 1). У сортов с ограниченным ветвлением потенциал апикальных меристем был ниже, чем у стандарта. Так, у сорта Ладный закладывается 80 цветковых бугорков — в 2 раза меньше, чем у сорта Дикаф 14 (124 зачаточных цветка), т.е. меньше примерно на 1/4.

Рассмотрим особенности формирования цветков по побеговой системе растения. На главном соцветии (верхушечной брактеозной кисти) у сорта Немчиновский 846 закладывалось от 24 (1993 г.) до 32 (1996 г.) цветковых бугорков, а коэффициент вариации составил C_v — 11%. Успешному формированию генеративной сферы способствовал благоприятный (повышенный) температурный режим 1991 и 1996 гг. У форм с ограниченным ветвлением амплитуда колебания потенциала была также достаточно велика, особенно у сорта Ладный, C_v — 16%. Так, в засушливом 1992 г. у него на главном соцветии закладывалось 17 цветков, а в 1991 и 1994 гг. — 32. Для сорта Дикаф 14 наиболее благоприятные ус-

Потенциал плодообразования (число цветков на V–IX этапах)

Сорт	Год	На брактеозной кисти главного побега						В пазухах листьев главного побега					
		V	VI–VIII	IX	X	XI	XII	V	VI–VIII	IX	X	XI	XII
Немчиновский 846	1991	26,0	33,7	20,2	14,0	6,2	5,2	—	—	—	—	—	—
	1992	21,0	27,6	17,3	5,5	4,7	4,0	—	—	—	—	—	—
	1993	20,0	24,1	23,0	14,0	5,4	4,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	1994	24,1	26,0	21,2	10,7	7,5	5,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	1996	21,6	31,1	29,0	17,0	8,8	8,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Ладный	1991	26,2	32,0	23,1	20,0	8,4	2,0	—	—	—	—	—	—
	1992	18,5	17,0	9,5	3,7	2,8	1,3	—	—	—	—	—	—
	1993	25,3	29,1	23,0	17,4	11,6	3,5	8,5	7,5	7,5	4,8	4,8	4,7
	1994	29,2	32,0	27,5	26,3	6,7	3,2	7,6	7,5	7,4	—	6,8	5,6
	1996	26,2	29,2	27,2	11,9	5,9	3,8	8,2	7,7	6,5	5,6	3,7	3,5
Дикаф 14	1991	24,0	32,7	30,1	28,0	7,6	5,1	—	—	—	—	—	—
	1992	21,0	26,0	16,0	10,0	4,0	2,5	—	—	—	—	—	—
	1993	27,0	33,0	28,7	26,8	14,4	6,6	6,3	6,1	6,0	4,8	3,9	3,1
	1994	25,8	28,0	23,5	22,3	5,4	3,7	7,3	7,1	7,1	7,0	4,7	4,0
	1996	22,0	24,0	23,2	10,1	4,8	3,8	8,0	7,0	6,2	6,0	3,6	3,2

Статистика формирования потенциальной про-

Сорт	Статистический показатель	На брактеозной кисти главного побега						В пазухах листьев главного побега					
		V	VI–VIII	IX	X	XI	XII	V	VI–VIII	IX	X	XI	XII
Немчиновский 846	$M \pm \mu$	22,5 ± 1,0	28,5 ± 1,7	22,1 ± 1,9	12,2 ± 2,0	6,5 ± 0,7	5,4 ± 0,7	—	—	—	—	—	—
	σ	2,4	3,8	4,1	4,4	1,6	1,6	—	—	—	—	—	—
	Cv (%)	10,7	16,7	14,2	36,1	29,6	28,5	—	—	—	—	—	—
Ладный	$M \pm \mu$	25,1 ± 0,4	27,9 ± 2,8	22,1 ± 3,2	15,9 ± 3,5	7,1 ± 1,4	2,8 ± 0,4	8,1 ± 0,3	7,6 ± 0,1	7,1 ± 2,6	5,9 ± 0,7	5,1 ± 0,9	4,6 ± 0,6
	σ	4,0	6,2	7,3	7,9	3,2	0,9	0,5	0,2	4,6	1,3	1,6	1,1
	Cv (%)	15,8	22,1	33,3	49,8	45,7	33,9	6,2	2,9	64,7	22,7	30,7	23,3
Дикаф 14	$M \pm \mu$	24,0 ± 1,6	28,7 ± 1,6	24,3 ± 2,5	19,4 ± 3,9	7,2 ± 1,9	3,5 ± 0,5	7,2 ± 0,6	6,7 ± 0,2	6,4 ± 0,2	5,9 ± 0,6	4,1 ± 0,3	3,4 ± 0,2
	σ	3,5	3,6	5,6	8,8	4,2	1,1	0,6	0,4	0,4	1,1	0,6	0,4
	Cv (%)	14,6	12,5	22,9	45,5	58,6	31,4	8,5	5,8	6,0	18,6	14,4	13,1

Т а б л и ц а 1

и его реализация (число бобов на X—XII этапах) у *L. angustifolius*

На боковых побегах						В целом на растении					
						Этапы органогенеза					
V	VI—VIII	IX	X	XI	XII	V	VI—VIII	IX	X	XI	XII
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
158,7	46,6	31,5	23,8	15,7	0,0	178,7	70,7	54,5	37,8	21,1	4,0
128,5	68,3	42,1	25,2	18,1	4,3	152,6	94,9	63,3	35,9	25,6	9,9
133,0	81,2	56,1	42,2	21,8	2,3	154,6	112,3	85,1	59,2	30,6	10,3
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
70,0	17,0	15,0	13,0	3,7	0,0	103,8	53,6	45,5	35,2	20,1	8,2
33,0	25,3	12,0	7,2	2,0	0,0	69,8	64,8	46,9	40,9	15,5	8,8
78,0	75,3	38,1	17,7	1,1	0,0	112,4	112,2	71,7	35,2	10,7	7,3
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
159,8	88,2	49,8	37,9	19,4	9,7	159,8	88,2	49,8	37,9	19,4	9,7
96,2	75,4	45,1	35,6	11,9	7,7	96,2	75,4	45,1	35,6	11,9	7,7
115,0	111,0	70,9	40,3	11,4	7,0	115,0	111,0	70,9	40,3	11,4	7,0

Т а б л и ц а 2

дуктивности и плодообразования у *L. angustifolius*

На боковых побегах						На растении в целом					
						Этапы органогенеза					
V	VI—VIII	IX	X	XI	XII	V	VI—VIII	IX	X	XI	XII
140,0 ± 45,0	65,3	42,3 ± 5,1	30,4 ± 6,1	18,5 ± 1,8	2,2 ± 0,9	162,0 ± 4,1	92,6 ± 12,1	67,6 ± 9,1	41,3 ± 7,4	25,8 ± 2,7	8,1 ± 2,0
77,0	12,4	8,7	10,2	3,1	2,1	7,0	20,9	15,7	12,9	4,7	3,5
55,4	19,5	20,6	33,5	16,8	98,0	4,3	22,6	23,2	29,2	18,4	43,6
60,3 ± 13,8	39,2 ± 18,2	21,7 ± 24,4	12,6 ± 6,1	2,3 ± 0,7	—	25,3 ± 13,0	79,9 ± 18,2	54,7 ± 8,5	37,1 ± 1,8	15,4 ± 2,7	8,2 ± 0,4
24,0	31,5	42,3	10,6	1,3	—	22,5	31,5	14,7	3,2	4,7	0,7
39,8	80,4	65,8	84,0	57,5	—	23,6	39,4	26,9	8,7	30,4	8,2
91,6 ± 18,6	56,5 ± 12,0	23,3 ± 8,9	12,3 ± 5,9	2,0 ± 0,5	—	123,7 ± 18,9	91,5 ± 10,4	55,3 ± 7,9	37,9 ± 1,3	14,2 ± 2,6	8,1 ± 1,0
32,3	20,8	15,5	10,3	0,9	—	32,7	18,0	13,7	2,3	4,5	1,7
35,3	36,8	66,0	84,0	47,4	—	28,4	19,7	24,8	6,2	31,6	21,0

Т а б л и ц а 3

**Доля участия боковых побегов, пазушных цветков и главного соцветия
в формировании продуктивности растений *L. angustifolius* (в %)**

Сорт	Год	Боковые побеги						Пазушные цветки						Главное соцветие					
		Этапы органогенеза						Этапы органогенеза						Этапы органогенеза					
		V	VI—VIII	IX	X	XI	XII	V	VI—VIII	IX	X	XI	XII	V	VI—VIII	IX	X	XI	XII
Немчиновский 846	1993	88,8	65,9	57,8	63,0	74,6	0,0	—	—	—	—	—	—	11,2	34,1	42,2	37,0	25,6	100,0
	1994	83,2	73,9	66,5	70,2	70,7	43,4	—	—	—	—	—	—	16,8	26,1	33,5	29,8	29,3	56,6
	1996	86,0	72,3	65,9	71,3	28,8	22,3	—	—	—	—	—	—	14,0	27,7	34,1	28,7	71,2	77,7
Сред. за 3 года		86,0	70,7	63,4	68,2	58,0	21,9							14,0	29,3	36,6	31,8	42,0	78,1
Ладный	1993	67,4	31,7	33,0	37,0	18,4	0,0	8,2	14,0	16,5	13,6	23,9	57,3	24,4	54,3	50,5	49,4	57,7	42,7
	1994	47,3	39,0	25,6	17,6	12,9	0,0	10,9	11,6	15,8	18,1	43,9	63,6	41,8	49,4	58,6	64,3	43,2	36,4
	1996	69,4	67,1	53,1	50,3	10,3	0,0	7,3	6,9	9,0	15,9	34,5	48,0	23,3	26,0	37,9	33,8	55,2	52,0
Сред. за 3 года		61,4	45,9	37,2	35,0	13,9	0,0	8,8	10,8	13,8	15,9	34,1	56,3	29,8	43,2	49,0	49,2	52,0	43,7
Дикаф 14	1993	79,2	55,7	30,2	16,6	5,7	0,0	3,9	6,9	12,1	12,7	20,1	32,0	16,9	37,4	57,7	70,7	74,2	68,0
	1994	65,6	53,4	31,3	17,7	15,1	0,0	7,6	9,4	15,7	19,7	39,5	41,2	26,8	37,2	53,0	62,6	45,4	58,8
	1996	73,9	72,0	58,6	60,0	26,3	0,0	7,0	6,4	8,7	14,9	31,6	45,7	19,1	26,6	32,7	25,1	42,1	54,3
Сред. за 3 года		72,9	60,4	40,0	31,4	15,7	0,0	6,2	7,6	12,2	15,8	30,4	39,6	62,8	33,7	47,8	52,8	53,9	60,4

Примечание. За 100% принимали общее число цветков или бобов на растении на соответствующем этапе органогенеза.

Динамика редукции цветков и бобов

Сорт	Год	На боковых побегах						В пазухах листьев					
		V	VI—VIII	IX	X	XI	общ. редукция	V	VI—VIII	IX	X	XI	общ. редукция
Немчиновский 846	1991	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	1992	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	1993	70,6	32,4	24,4	34,0	100,0	100,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	1994	46,8	38,4	40,1	28,2	76,2	96,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	1996	38,9	30,9	24,8	48,3	89,4	98,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Сред. по сорту		52,1	33,9	29,8	36,8	88,5	98,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Ладный	1991	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	1992	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	1993	75,7	11,7	13,3	71,5	100,0	100,0	11,8	0,0	36,0	0,0	2,1	44,7
	1994	23,3	52,6	40,0	72,2	100,0	100,0	1,3	1,3	0,0	8,1	17,6	26,3
	1996	3,5	49,4	53,5	93,8	100,0	100,0	6,1	15,6	13,8	33,9	5,4	57,3
Сред. по сорту		34,2	37,9	35,6	79,2	100,0	100,0	6,4	5,6	16,6	14,0	8,4	42,8
Дикаф 14	1991	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	1992	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	1993	61,2	69,5	58,0	82,5	100,0	100,0	3,2	1,6	20,0	18,8	20,5	50,8
	1994	36,1	65,0	55,3	71,3	100,0	100,0	2,7	0,0	1,4	32,8	14,9	45,2
	1996	6,3	48,1	48,3	88,0	100,0	100,0	12,5	11,4	3,2	40,0	11,1	60,0
Сред. по сорту		34,5	60,9	53,9	80,6	100,0	100,0	6,1	4,3	8,2	30,5	15,5	52,0

Примечание. За 100% принимали их число на предыдущем этапе органогенеза.

ловия были в 1991 и 1993 гг., когда наблюдали формирование 33 цветков, а наиболее низкий потенциал (24 цветка) у этого сорта был отмечен в 1996 г., а также в 1992 г. (26 цветков). Таким образом, высокий потенциал плодообразования на верхушечной кисти у сорта Немчиновский 846 формировался при повышенном температурном режиме 1991 и 1996 гг., а у сортов с ограниченным ветвлением еще и в годы с избыточным количеством осадков — 1993 г. (сорт Дикаф 14) и 1994 г. (сорт Ладный).

Наименьший потенциал наблюдался у сорта Немчиновский 846 при избыточном количестве осадков в 1993 г. — 24 цветка, а у сортов с ограниченным ветвлением — при недоборе осадков в 1992 г.: у сорта Ладный — 17 цветков, а у сорта Дикаф 14 — 26 цветков.

Потенциал плодообразования в пазухах листьев на главном побеге (число цветков на V этапе органогенеза) мало изменяется по годам, в среднем он на 11% был выше у сорта Ладный по сравнению с сортом Дикаф 14 (табл. 2). Это можно объяснить генотипическими особенностями, в частности большим числом генеративных узлов на главном побеге.

Наиболее развиты и обычно проходят полный цикл развития боковые побеги у сорта Немчиновский 846. Они расположены непосредственно под соцветием и их число обычно равно четырем, практически не меняясь с годами. Подавляющее большинство расположенных ниже побегов второго, а также последующих порядков, приостанавливало свое развитие, достигая лишь IV—V этапов органогенеза, и их зачаточные соцветия оставались нереализованными (табл. 3). Эти побеги составляют основной объем ветвей. У сортов с ограниченным ветвлением боковые побеги с полным (завершенным) циклом развития обычно отсутствуют. У сорта Дикаф 14 в отдельные годы (оптимальный 1991 г.) отмечали на побегах 2-го порядка 1—2 боба, достигших XII этапа органогенеза.

Максимальное число цветков (14—18), заложившихся в верхушечной кисти боковых побегов, было отмечено у сорта Немчиновский 846 на VI—VIII этапах органогенеза. У сортов с ограниченным ветвлением на четырех нижних побегах число цветков в соцветии достигало 12, а на вышерасположенных узлах главного побега постепенно уменьшалось до 2—4. Изучаемые культивары резко различались по числу заложившихся на бо-

Таблица 4

люпина узколистного (в %)

На главном соцветии						В целом на растении					
V	VI—VIII	IX	X	XI	общ. редукция	V	VI—VIII	IX	X	XI	общ. редукция
0,0	40,1	30,7	55,7	16,1	84,6	—	—	—	—	—	—
0,0	37,3	37,7	68,2	14,9	85,5	—	—	—	—	—	—
0,0	4,5	39,1	61,4	25,9	83,4	60,4	22,9	30,6	44,2	81,0	97,8
0,0	18,8	49,5	29,9	25,3	78,5	38,2	32,9	43,3	28,7	61,3	93,5
0,0	6,8	41,4	48,2	9,1	74,3	27,4	24,2	24,2	48,3	66,3	94,4
0,0	21,5	39,7	52,7	18,3	81,3	42,0	26,7	32,7	40,4	69,5	95,2
0,0	27,8	12,1	58,6	76,2	93,7	—	—	—	—	—	—
8,2	44,1	61,1	56,8	53,6	93,0	—	—	—	—	—	—
0,0	21,0	24,3	33,3	69,8	88,0	47,8	46,9	22,6	42,9	59,2	92,1
0,0	14,1	4,4	74,5	52,2	90,0	7,2	27,6	12,8	62,1	43,2	87,4
0,0	6,9	56,3	50,4	35,6	87,0	0,0	36,1	36,1	69,6	31,8	93,5
1,6	22,8	31,6	54,7	57,5	90,3	39,9	38,9	23,8	58,2	44,7	91,0
0,0	8,0	7,0	72,2	32,9	84,4	—	—	—	—	—	—
0,0	38,5	37,5	60,0	37,5	90,4	—	—	—	—	—	—
0,0	13,0	6,6	46,3	54,2	80,0	44,8	43,5	23,9	48,8	81,0	97,8
0,0	14,6	6,7	75,8	31,5	86,8	21,6	35,4	26,9	66,6	43,2	87,4
0,0	3,3	56,5	52,5	20,8	84,2	3,5	36,1	36,1	71,7	35,3	92,0
0,0	15,5	22,9	61,4	35,4	85,2	23,3	38,3	29,0	62,4	53,2	92,4

Таблица 5

Реальное плодообразование на растении
(в % от заложившихся на V этапе
органогенеза цветков)
у *L. angustifolius*

Сорт	Год	Верхушечная кисть главного побега	В пазухах листьев главного побега	На боковых побегах	На растении в целом
Немчиновский 846	1991	15,4	—	—	—
	1992	14,5	—	—	—
	1993	16,6	0,0	0,0	2,2
	1994	21,5	0,0	3,3	6,5
	1996	25,7	0,0	1,7	6,7
Сред. по сорту		18,7	0,0	1,7	5,1
Ладный	1991	6,3	—	—	—
	1992	7,0	—	—	—
	1993	12,0	55,3	0,0	7,9
	1994	10,0	73,7	0,0	12,6
	1996	13,0	42,7	0,0	6,5
Сред. по сорту		9,7	57,2	0,0	9,0
Дикаф 14	1991	15,6	—	—	—
	1992	9,6	—	—	—
	1993	20,0	49,2	0,0	6,1
	1994	13,2	54,8	0,0	8,0
	1996	15,8	40,0	0,0	6,1
Сред. по сорту		14,8	48,0	0,0	6,7

ковых побегах цветков (табл. 1 и 2). У сорта Немчиновский 846 (в среднем 140) за три года наблюдений наибольшее число цветков (159) заложилось в 1993 г., а наименьшее (129) — в 1994 г. У сортов с ограниченным ветвлением этот показатель намного меньше. Так, у сорта Ладный (в среднем 60) максимального значения (70) он достигал в 1993 г., а минимального (33) в 1994 г. У сорта Дикаф 14 (в среднем 92) соответственно 128 и 63. Таким образом, наиболее полно потенциальные возможности плодообразования на боковых побегах у изучаемых сортов проявились в дождливом 1993 г., а в наименьшей степени — в 1994 г. с недобором осадков и пониженным фоном температур в III декаде мая при заложении метамеров вегетативной сферы.

Как показали результаты нашего исследования (табл. 3), доля участия боковых побегов в формировании потенциала плодообразования у растений сорта Немчиновский 846 в среднем составляет 86%, варьируя в относительно небольших пределах: от 83 (1994 г.) до 89% (1993 г.). У сортов с ограниченным ветвлением этот показатель меньше, чем у стандарта. Так у сорта Ладный он в среднем равен 61%, изменяясь по годам от 47

до 69%, а у сорта Дикаф 14 в среднем — 73% (пределы колебания от 66 до 79%).

Доля участия верхушечной брактеозной кисти главного побега в формировании потенциала продуктивности (VIII этап органогенеза) у сорта Немчиновский 846 составляла в среднем 29% (варьируя от 28 в 1996 г. до 34% в 1993 г.). У форм с ограниченным ветвлением этот показатель был больше, чем у стандарта: у сорта Ладный в среднем — 43%, а у сорта Дикаф 14—34%. Этот показатель варьировал у сорта Ладный от 26 (1996 г.) до 54% (1993 г.), у сорта Дикаф 14 — от 26 (1996 г.) до 37% (1993, 1994 гг.).

Лишь незначительная часть заложившихся цветков *Lupinus angustifolius* оказалась способна завязывать бобы (табл. 1, рис. 1). Элиминация зачатков происходила на различных этапах органогенеза (табл. 4) и реальное плодообразование растения (табл. 5) варьировало: у сорта Немчиновский 846 (в среднем 5%) от 2 (1993 г.) до 7% (1996 г.) от заложившихся цветков, у сорта Ладный (в среднем 9%) от 6 (1996 г.) до 12% (1994 г.), у сорта

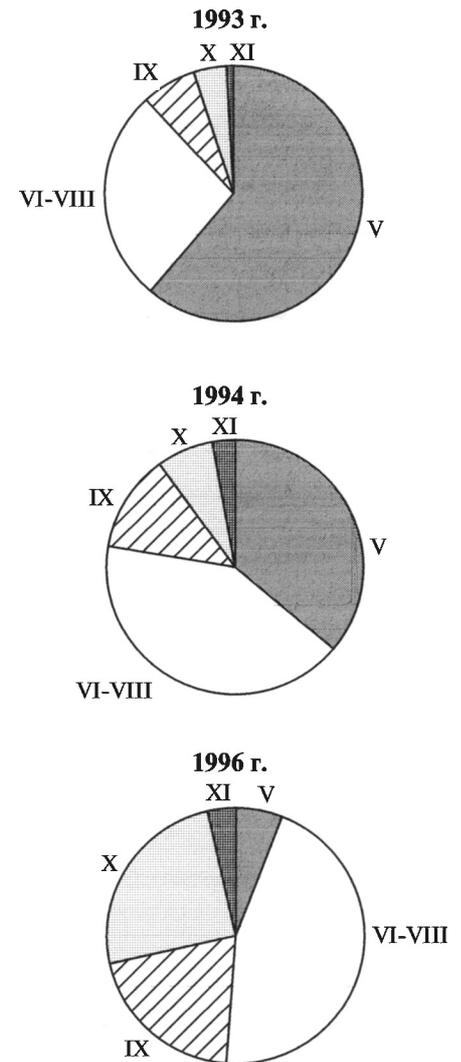


Рис. 2. Соотношение (%) редуцированных цветков (V—VIII), бобов (IX—XI) и созревших бобов (XII этап органогенеза) на растении у сорта Немчиновский 846

Дикаф 14 (в среднем 7%) от 6 (1993, 1996 г.) до 8% (1994 г.). Наиболее высокий процент реализации заложившихся зачатков цветков в бобы был на верхушечной кисти главного побега, изменяясь у сорта Немчиновский 846 от 15 в 1992 г. до 26% в 1996 г., у сорта Дикаф 14 — от 10 в 1992 г. до 20% в 1993 г., а у сорта Ладный пределы колебания от 7 в 1992 г. до 13 в 1996 г., 12% в 1993 г. Самый высокий процент реализации в пазухах листьев главного побега у форм с ограниченным ветвлением. В среднем за три года наблюдений у сорта Ладный больше половины (57%) заложившихся цветков реализовалось в бобы. Наименее эффективно плодобразование проходило при повышенном температурном режиме в 1996 г. (42%), а наилучшим образом — в 1994 г. (74%). У сорта Дикаф 14 погодные условия 1996 г. также оказались не лучшими для плодобразования (40%) по сравнению с 50 в 1993 г. и 55% в 1994 г. На боковых побегах созревание бобов наблюдали только у сорта Немчиновский 846, в среднем у приблизительно 2% от числа зачаточных цветков. Таким образом, нормальной завязываемости и вызреванию плодов у сорта Немчиновский 846 способствовал повышенный температурный режим, а для сортов с ограниченным ветвлением — наиболее оптимальными оказались годы с избыточным количеством осадков. Наиболее высокая реализация потенциала плодобразования наблюдалась у верхушечной брактеозной кисти сорта Дикаф 14 (в среднем 15%) по сравнению с сортом Ладный (в среднем 10%). В пазухах листьев, наоборот, больше плодов завязывалось у сорта Ладный (57%) по сравнению с сортом Дикаф 14 (48%).

Рассмотрим особенности редукционного процесса на различных частях растения у изучаемых сортов (табл. 4). У сорта Немчиновский 846 на главном соцветии наибольшей величины он достигает на X этапе органогенеза (по данным за 5 лет), опадало больше половины (53%) от завязавшихся на IX этапе бобов. Эти потери в засушливом 1992 г. достигли 68%, а в 1994 г. оказались в 2 раза меньше — 30%. Повышение температуры и прекращение осадков в конце I — начале II декады июня 1994 г. наилучшим образом способствовали успешному формированию плодов. Кроме 1992 г. опадение 61% бобов на X этапе наблюдали в другом экстремальном году с обильным выпадением осадков — 1993. При прохождении X этапа в I, II декадах июля наблюдалось понижение температуры на 1,5—1,9° ниже среднемноголетней. Высокий процент опадения завязавшихся плодов, по сравнению со средними данными, отмечали также при переувлажнении почвы и понижении температуры воздуха (на 2,0—2,6° от нормы) на IX этапе органогенеза в 1994 г. и при жаркой погоде, выше нормы на 3,5° с обильным выпадением осадков во II декаде июня 1991 г. в период прохождения люпином VI—VIII этапов органогенеза.

Таким образом, у сорта Немчиновский 846 наибольшая потеря бобов на главном соцветии отмечена на X этапе органогенеза. Усилению процесса опадения как на этом, так и на других этапах способствовали как засуха, так и переувлажнение с понижением температуры.

В зависимости от погодных условий от 39 (1996 г.) до 78% (1993 г.) боковых побегов сорта Немчиновский 846 оказывалось с незавершенным циклом развития и отмирало уже к концу V этапа органогенеза.

У сорта Дикаф 14 редукция цветков на VI—VIII этапах на верхушечной брактеозной кисти главного побега и в среднем за пять лет составила 16%. В засушливом 1992 г. опадало более 1/3 заложившихся цветков, а в 1996 г. она была равна 3%. Наибольшая редукция элементов продуктивности *Lupinus angustifolius* во все годы (1991, 1992, 1994, 1996) исследований на X этапе органогенеза наблюдалась в 1993 г. (46%) и в 1991 г. (72%). У сорта Ладный, в отличие от сортов Немчиновский 846 и Дикаф 14, элиминация зачаточных цветков может начинаться уже к концу V этапа органогенеза, как, например, при засухе в 1992 г. По данным за пять лет, наибольшее (58%) количество цветков отмирает на XI этапе органогенеза, а максимального значения этот показатель достиг в 1991 г. — 76%. У сортов Дикаф 14 и Ладный отмечена значительная редукция плодов на X и XI этапах органогенеза, что, возможно, обусловлено жаркой погодой. Температура воздуха в этот год была выше средней многолетней в последней декаде июня на 3,5°, а в I декаде июля на 2,7°.

На боковых побегах у сортов с ограниченным ветвлением элиминация, так же как у сорта Немчиновский 846, начиналась с V этапа органогенеза. В дождливом 1993 г. она была особенно велика: 76% у сорта Ладный и 61% у сорта Дикаф 14, в то время как в благоприятном 1996 г. — 4 и 6% соответственно. На последующих этапах процесс усиливался и мог достигать все 100% уже на XI этапе.

Редукция в пазухах листьев главного побега менее интенсивна и в среднем на 9% меньше у сорта Ладный, чем у сорта Дикаф 14 (52%). Начиналась она также с V этапа органогенеза (в среднем 6% у обоих сортов), достигая максимума на X этапе у сорта Дикаф 14 (30%) и на IX у сорта Ладный (17%). Наиболее благоприятным был 1994 г., когда редукция на IX—X этапах не превышала 26% у сорта Ладный и 45% у сорта Дикаф 14, а самым неблагоприятным был 1996 г., когда отмирало соответственно 57 и 60% элементов продуктивности.

Наилучшим образом эти процессы отражены на схемах динамики редукции на V—XII этапах органогенеза (рис. 2—4). На этих диаграммах число заложившихся цветков (полный круг) принимается за 100%. Сектор каждого этапа органогенеза соответствует доле (%) цветков и бобов, редуцированных

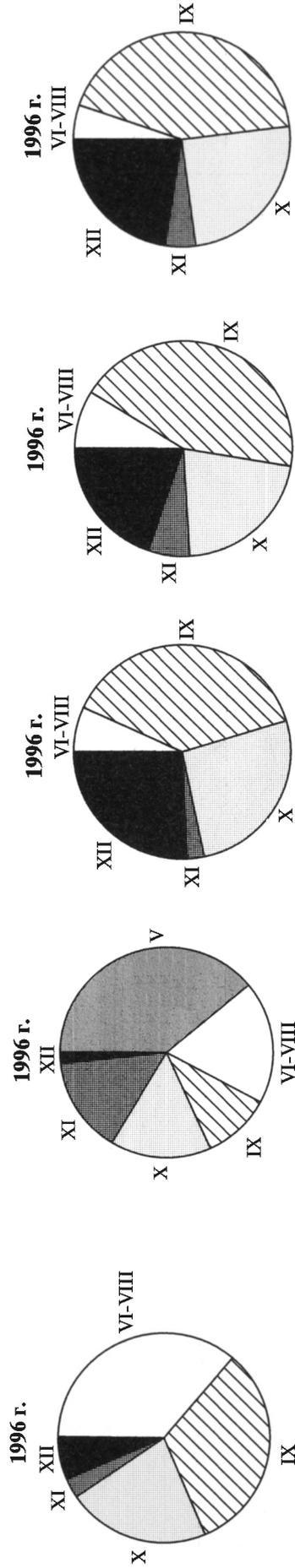
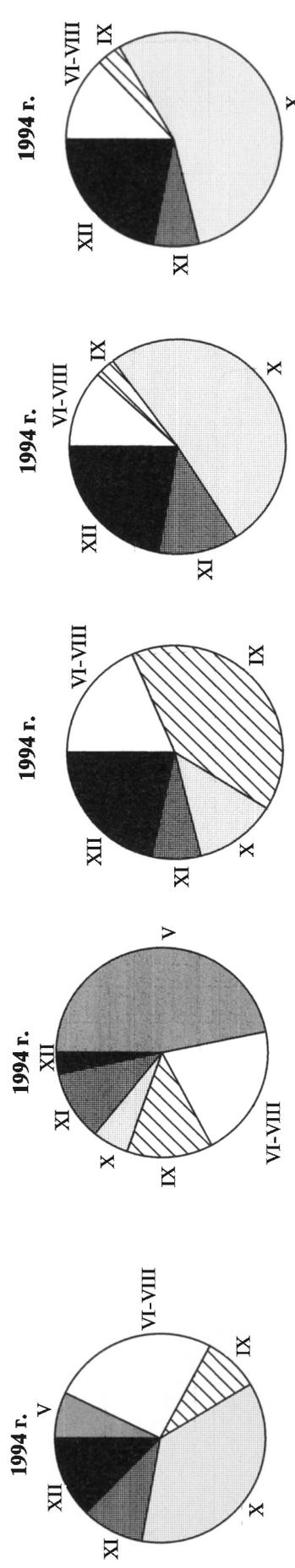
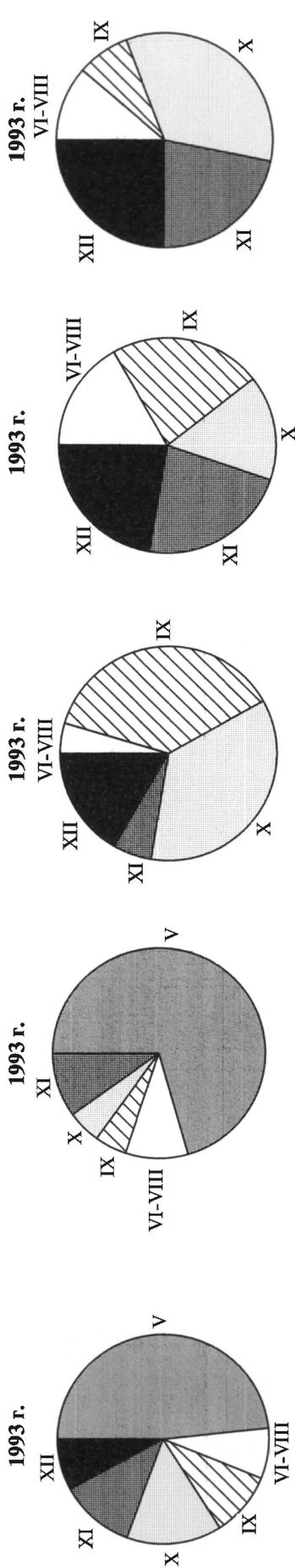


Рис. 3. Соотношение (%) редуцированных цветков (V–VIII), бо-
 бов (IX–XI) и созревших бобов (XII этап
 органогенеза) на расте-
 нии у сорта Ладный

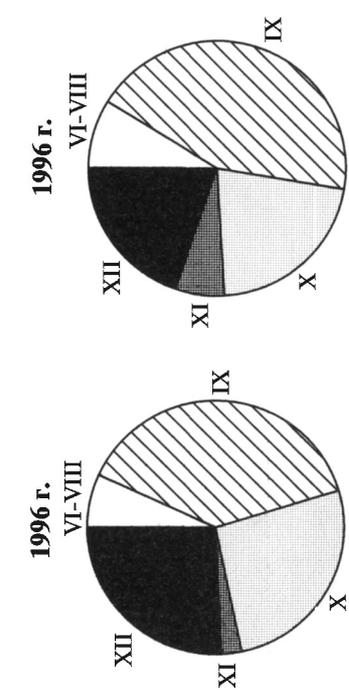
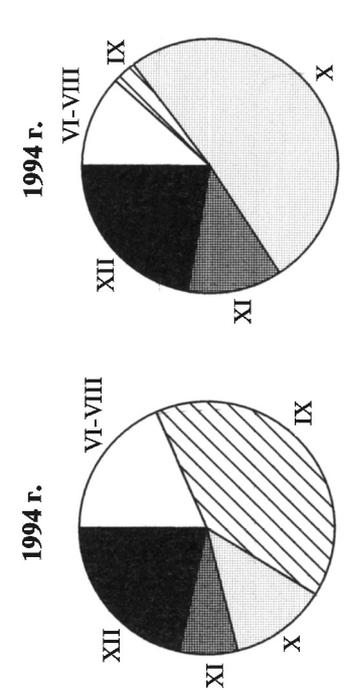
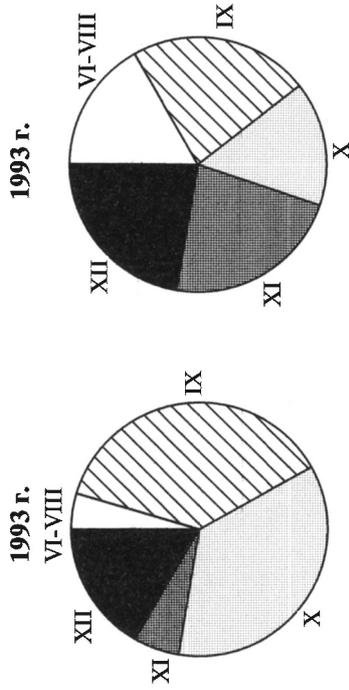


Рис. 4. Соотношение (%) редуци-
 рованных цветков (V–VIII), бо-
 бов (IX–XI) и созревших бобов (XII этап
 органогенеза) на главном побеге у сорта
 Немчинов-
 ский 846

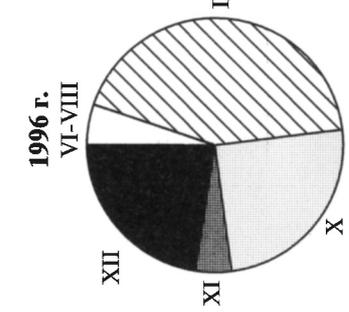
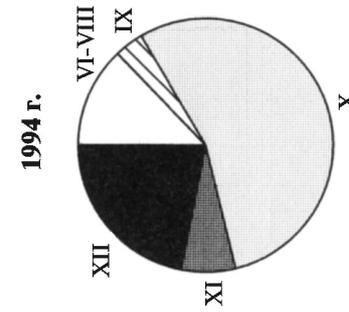
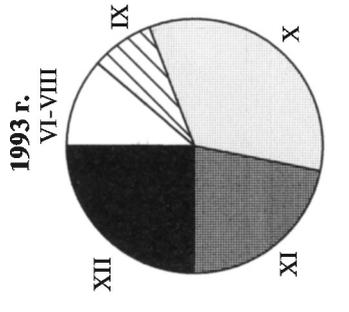


Рис. 5. Соотношение (%) редуци-
 рованных цветков (V–VIII), бо-
 бов (IX–XI) и созревших бобов (XII этап
 органогене-
 за) на главном побеге у сорта
 Ладный

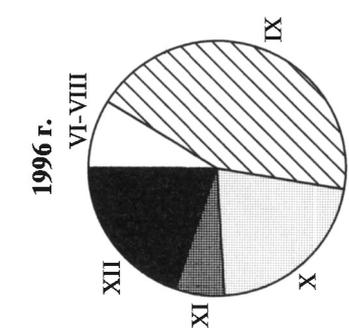
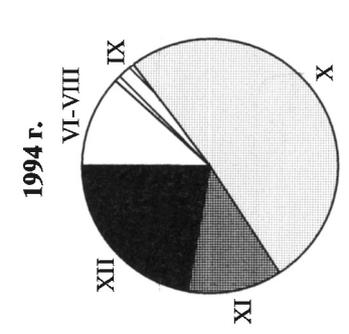
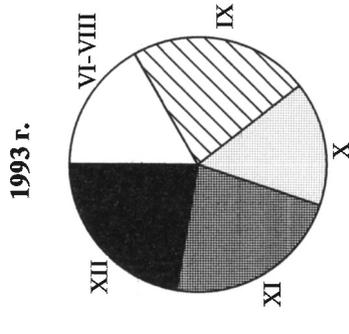


Рис. 6. Соотношение (%) редуци-
 рованных цветков (V–VIII), бо-
 бов (IX–XI) и созревших бобов (XII этап
 органогене-
 за) на главном побеге у сорта
 Ладный

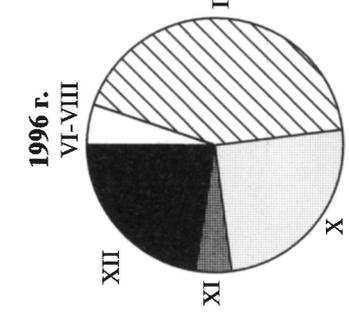
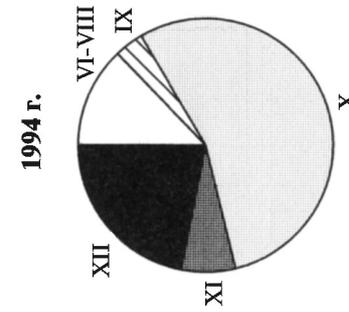
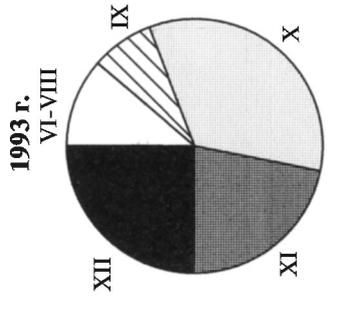


Рис. 7. Соотношение (в %) ре-
 дукцированных цветков (V–VIII),
 бобов (IX–XI) и созревших
 бобов (XII этап органогене-
 за) на главном побеге у сорта
 Дикаф 14

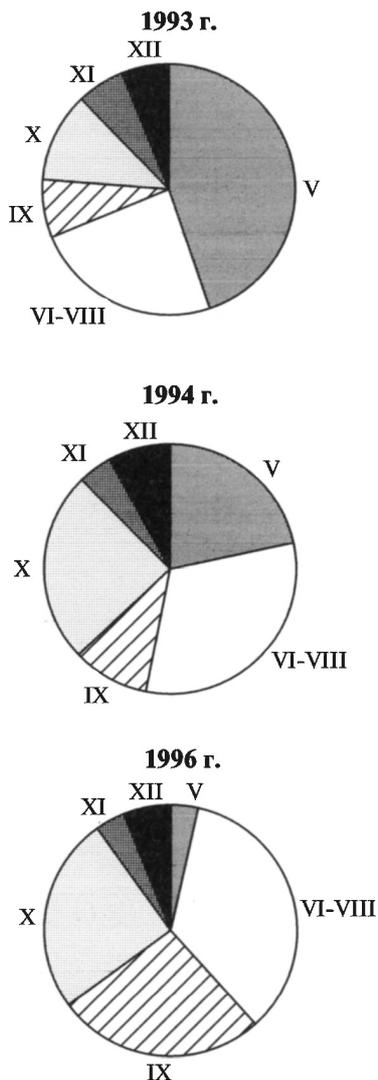


Рис. 8. Соотношение (%) редуцированных цветков (V—VIII), бобов (IX—XI) и созревших бобов (XII этап органогенеза) на боковых побегах у сорта Немчиновский 846

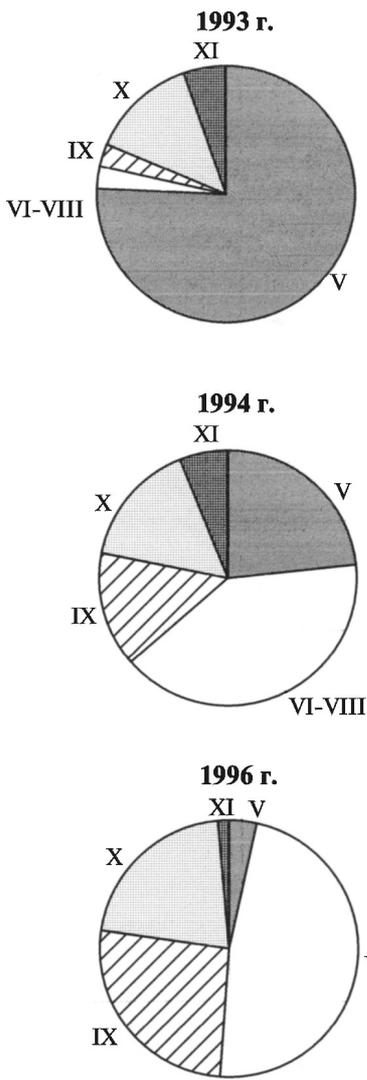


Рис. 9. Соотношение (%) редуцированных цветков (V—VIII), бобов (IX—XI) и созревших бобов (XII этап органогенеза) на боковых побегах у сорта Ладный

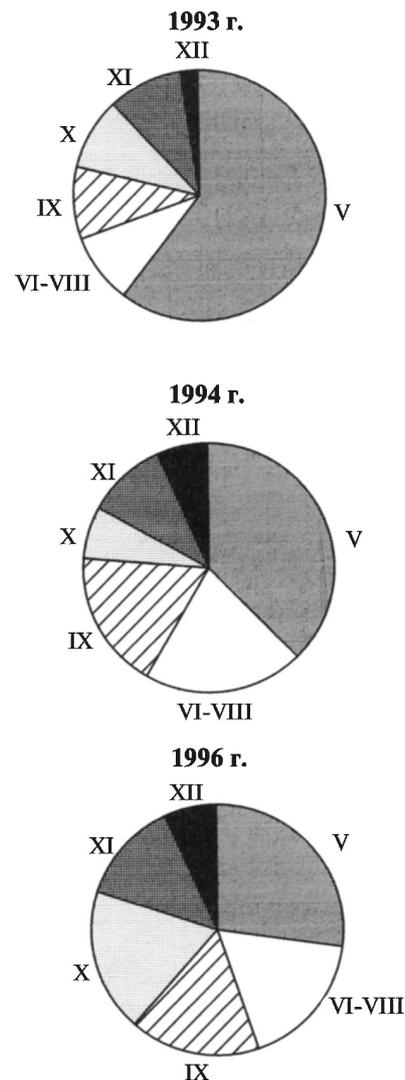


Рис. 10. Соотношение (%) редуцированных цветков (V—VIII), бобов (IX—XI) и созревших бобов (XII этап органогенеза) на боковых побегах у сорта Дикаф 14

в этот период времени. Сектор, соответствующий XI этапу, показывает процентную долю бобов, достигших зрелости, от числа заложившихся на V этапе органогенеза, т.е. реальную продуктивность.

Анализ общей редукции элементов продуктивности растения (рис. 2) показал, что в 1993 г. наибольший ее процент был у всех трех сортов на V этапе органогенеза. В 1994 и 1996 гг. больше проявилась сортоспецифичность. Так, у сорта Немчиновский 846 сохранялась высокая элиминация на V этапе, в то время как у сортов Ладный и Дикаф 14 редукция в этот период резко снижалась, но зато возрастала на более поздних, IX—X этапах. В 1994 г. наблюдалось массовое опадение бобов на X этапе, а в 1996 г. этому предшествовала еще и высокая редукция в период цветения (IX этап) в силу неблагоприятных условий во время опыления и оплодотворения. Редукция на V—VIII этапах силь-

но варьировала у всех сортов по годам, что, по-видимому, можно объяснить изменением числа боковых побегов (табл. 4). Таким образом, эти данные не выявляют каких-либо общих закономерностей в процессе редукции элементов продуктивности ни по сортам, ни по годам исследования, ни по этапам органогенеза. Поэтому было решено рассмотреть процесс редукции не в своей совокупности на растении, а по отдельным его слагаемым.

В результате обнаружилось, что на главном побеге основная масса цветков у сорта Немчиновский 846 опадает сразу после оплодотворения на IX этапе органогенеза, а в необычайно дождливом 1993 г. почти столько же и на X этапе (рис. 5). У сорта Ладный в 1993 г. элиминация происходит постепенно. В 1994 г. выделяется X этап, на котором опадает примерно половина развивающихся бобов от числа заложившихся цветков (рис. 6).

Таким образом, если на главном соцветии у сорта Немчиновский 846 самая большая доля формирующихся бобов от числа заложившихся цветков редуцируется после оплодотворения (IX этап органогенеза), то у сортов с ограниченным ветвлением обычно на X этапе и только при недостаточном количестве осадков и пониженной температуре воздуха, как в 1996 г., — на IX этапе (рис. 5—7).

На боковых побегах у сорта Немчиновский 846 основная редукция элементов продуктивности приходилась на V этап органогенеза и резко различалось по годам (рис. 8). Так, в 1993 г. (температура несколько ниже, а количество осадков в 3 раза выше нормы) в это время отмирало 2/3 цветковых зачатков, в 1994 г. (температура ниже, а количество осадков в 1,5 раза выше нормы) около половины, а в 1996 г. (жаркая погода, осадков меньше нормы) — 2/5. У сортов Ладный и Дикаф 14 в 1993 г. элиминация на V этапе органогенеза достигала почти 3/4 от числа заложившихся зачаточных цветков. В последующие годы ее максимум приходился на VI—VIII этапы. Так, в 1996 г. (температура воздуха ниже, а осадки в пределах нормы) почти половина, а в 1994 г. (пониженный температурный режим, переувлажнение, осадков в 1,5 раза выше нормы) — меньше, около 3/8 (рис. 9, 10).

Сопоставляя рис. 3 и 4 становится очевидным, что реальная продуктивность определяется у *Lupinus angustifolius* за счет главного побега, а максимальной активности редукционный процесс на боковых побегах достигает в более ранние сроки, чем на главном. Процесс реализации потенциала продуктивности зависит от генотипических особенностей сорта, внешних факторов и положения цветков в побеговой системе. Максимум редукции чис-

ла цветков наблюдался у сорта Немчиновский 846 на V этапе органогенеза, а у сортов Ладный и Дикаф 14 на IX—X этапах.

Таким образом, проведенные исследования показали, что наибольшая потенциальная продуктивность свойственна сорту Немчиновский 846 (160), в 2 раза она меньше у сорта Ладный (80) и на 1/4 — у сорта Дикаф 14 (124). Оптимальными условиями для ее формирования у сорта Немчиновский 846 был повышенный температурный режим, а для сортов с ограниченным ветвлением — избыточное количество осадков в период прохождения V этапа органогенеза. И наоборот, неблагоприятными погодными условиями можно считать для сорта Немчиновский 846 избыточное количество осадков, а для сортов с ограниченным ветвлением — их недостаток. Изучаемые сорта *Lupinus angustifolius* резко различались по числу боковых побегов и соответственно заложившихся на них цветков. В среднем у сорта Немчиновский 846 — 140, у сорта Ладный — 60, а у сорта Дикаф 14—92.

Большая часть заложившихся цветковых бугорков элиминируется на различных этапах органогенеза, и реальное плодообразование на растении составляет в среднем у сорта Немчиновский 846 5%, у сорта Ладный — 9%, у сорта Дикаф 14 — 7%. Реальная продуктивность определяется в основном за счет главного побега. Максимальный уровень редукционного процесса наблюдается на боковых побегах и в более ранние сроки, чем на главном. В пределах главного побега реальное плодообразование у сорта Немчиновский 846 составляет 19%, у сорта Ладный — около 10% на верхушечной кисти и 53% в пазухах листьев, а у сорта Дикаф 14 соответственно 15 и 48%.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воронова З.П., Дебелый Г.А., Дербенский В.И. 1995. Особенности формирования вегетативной и генеративной сфер у различных форм кормового узколистного люпина (*Lupinus angustifolius* L.) в связи с селекцией на скороспелость и повышенную семенную продуктивность // С.-х. биология. № 6. 112—118.

Куперман Ф.М., Ржанова Е.И., Мурашев В.В. и др. 1982. Биология развития культурных растений. М.

Образцов А.С. 1981. Биологические основы селекции растений. М.

Baylis D., Clifford E. 1991. Control of reproductive abscission in grain legumes // Ann. Bull. Brit. Soc. Plant Growth Regul. 1—2.

Farrington P., Pate J.S. 1981. Fruit set in *Lupinus angustifolius* cv. Unicrop. I. Phenology and growth during flowering and early fruiting // Aust. J. Plant Physiol. 8. N 3. 293—305.

Herbert S.J. 1979. Density studies on lupins. 1. Flower development // Ann. Bot. 43. N 1. 55—63.

Pate J.S., Farrington P. 1981. Fruit set in *Lupinus angustifolius* cv. Unicrop. II. Assimilate flow during flowering and early fruiting // Aust. J. Plant Physiol. 8. N 3. 307—318.

Pigeaire A., Reponty H., Duthion C. 1985. Construction de la plante de lupin blanc: relation entre la quantite de matiere seche formee et son mode de repartition // Agronomie. N 5. 939—947.

Voronova Z., Debely G., Derbensky V. 1999. Seed productivity and peculiarities of organogenesis of different forms of blue lupine (*Lupinus angustifolius* L.) // Proc. Eight Intern. Lupine Conf., 11—16 May 1996. California (USA). P. 459—463.

Voronova Z., Murashov V., Kramina T. 1999. Impact of the environment on the development dynamics of productivity components in narrow-leaved lupine (*Lupinus angustifolius* L.) // Lupine in Polish and European Agriculture. Przysiek. P. 132—135.

**THE PECULIARITIES OF THE MORPHOGENESIS
OF SOME FORMS *LUPINUS ANGUSTIFOLIUS* L. IV. THE POTENTIAL
OF FRUIT FORMING AND THE PECULIARITIES OF ITS REALIZATION**

Z.P. Voronova, V.V. Murashov

The investigation conducted showed, that the sort Nemchinovsky 846 has the sort Ladny has a twice lower potential, and the potential of the sort Dikaf 14 is 1/4 times lower. What promotes its forming is increased temperature regime for the standard sort Nemchinovsky 846 and an abundant amount of precipitation for the sort with reduced by the main shoot and depending on weather conditions it amounted on the average 19% of potential productivity for the sort Nemchinovsky 846, 10% in the terminal cluster and 53% in leave axiles for the sort Ladny, 15% and 48% respectively for the sort Dikaf 14.

Key words: *Lupinus angustifolius*, *morphogenesis*, *branching*, *shoot system*, *intraspecific variability*.

Сведения об авторах

Воронова Зинаида Павловна — мл. науч. сотр. лаборатории биологии развития растений биологического факультета МГУ. Тел. (495)939-40-83; e-mail: vvmur@hotmail.ru

Мурашёв Владимир Владимирович — канд. биол. наук, заведующий лабораторией биологии развития растений, вед. науч. сотр. кафедры высших растений биологического факультета МГУ. Тел. (495)939-40-83; e-mail: vvmur@hotmail.ru