

УДК 633.853.494«324»:581.14

О. С. КЛОЧКОВА

ФОРМИРОВАНИЕ ГАБИТУСА И ПРОХОЖДЕНИЕ ЭТАПОВ ОРГАНОГЕНЕЗА У РАСТЕНИЙ ОЗИМОГО РАПСА

Белорусская государственная сельскохозяйственная академия

(Поступила в редакцию 18.12.2007)

Оценка развития растений по фенологическим фазам не дает полного представления о процессах формирования вегетативных и генеративных органов, происходящих в межфазные периоды.

Изучение динамики этапов органогенеза позволяет установить закономерности формирования зачаточных органов соцветий, определить потенциальную продуктивность растений и проследить за процессом ее реализации.

В основу наблюдений за органообразовательными процессами положены разработки Ф. М. Куперман, которая классифицировала их на 12 этапов: от I этапа в зародыше семени до XII этапа при созревании семян нового растения [1]. Прохождение этапов органогенеза изучено и описано для большинства культурных растений [2, 3]. Биологический контроль по этапам органогенеза (микрофенофазам) позволяет значительно раньше, чем при фенологических наблюдениях, распознать неблагоприятное действие на растения погодных условий, агротехнических факторов. Практическое значение данного анализа заключается в возможности выдачи рекомендаций по точному и своевременному выполнению приемов ухода за посевами, эффективному воздействию на формирование урожая.

Для успешной перезимовки озимых культур большое значение имеет развитие растений до ухода в зиму. Многими исследованиями установлено, что озимые зерновые культуры уходят в зиму на I–II этапах органогенеза. При этом зимостойкие сорта осенью задерживаются в развитии в большей степени по сравнению со слабозимостойкими. В условиях Беларуси Я. Э. Пилюк отмечает, что рапс зимует в фазе розетки на III этапе органогенеза [4].

Первые исследования по прохождению этапов органогенеза у озимых крестоцветных культур проводились в условиях Краснодарского края России Э. Б. Бочкаревой в 1970–1972 гг. Было установлено [5, 6], что к наступлению устойчивых отрицательных температур (25.12) озимый рапс и сурепица при посеве 20 сентября достигают V этапа, 30 сентября – IV, а при посеве 3–11 октября – III этапа органогенеза. Закладка оси соцветия и переход к генеративному развитию (III этап органогенеза) происходили при этом примерно через 1,5 мес после сева. В течение зимних месяцев продолжалось формирование цветков и соцветий. Растения, находившиеся на I–II этапах органогенеза, были слабо развиты и не перезимовывали. Дифференциация конуса нарастания на генеративные органы у озимого рапса и сурепицы проходила при низких положительных температурах и коротком дне. Такая особенность органогенеза выработалась в процессе филогенеза в центре видообразования этих культур в Средиземноморье. Прохождение этапов органогенеза озимого рапса в связи с фенологическими фазами было описано Э. Б. Бочкаревой для условий южной части России [7].

В литературе имеются сведения об органогенезе только главного стебля и нет описания развития боковых побегов, которые являются составной частью габитуса растения и формируют 53–84% урожая семян рапса. Габитус – это морфологическая жизненная форма растения,

формирующаяся в онтогенезе в определенных условиях среды. Габитус растения определяется в первую очередь продолжительностью периода закладки вегетативной сферы растений на I–II этапах, а также особенностями формирования генеративных органов на VI–X этапах органогенеза [8].

Цель исследований – изучение прохождения этапов органогенеза, формирования габитуса и потенциальной продуктивности растений озимого рапса в условиях северо-восточной части Беларуси.

Объекты и методы исследований. Исследования проводили в 2001–2007 гг. на опытном поле кафедры растениеводства БГСХА и производственных посевах озимого рапса в хозяйствах Горецкого района Могилевской области. Почва опытных участков дерново-подзолистая легко-суглинистая, подстилаемая с глубины около 1 м моренным суглинком. Агрохимическая характеристика пахотного горизонта: pH_{KCl} 5,7–6,2; содержание гумуса – 1,6–2,0%, подвижных форм фосфора и обменного калия – 150–220 и 170–240 мг/кг почвы соответственно.

Погодные условия существенно различались по годам и влияли на развитие растений рапса, прежде всего осенью (рис. 1). Сев озимого рапса проводили в I–II декадах августа. Осенняя вегетация завершалась в III декаде октября (2001 и 2003 гг.) или в первой половине ноября (2004 и 2005 гг.). Продолжительность ее колебалась от 66 дней в 2003 г. до 98 дней в 2004 г. и в целом была короче, чем это отмечается для других европейских стран (90–110 дней). Осенне-зимний период 2006–2007 гг. был необычно теплым, более характерным для южных регионов России или западно-европейских стран. Температура воздуха опустилась ниже 5 °С в конце октября, ниже 0 °С – в III декаде января. Отрицательная температура воздуха наблюдалась с 20 января по 1 марта, поэтому растения озимого рапса вегетировали в ноябре – январе при невысокой положительной температуре.

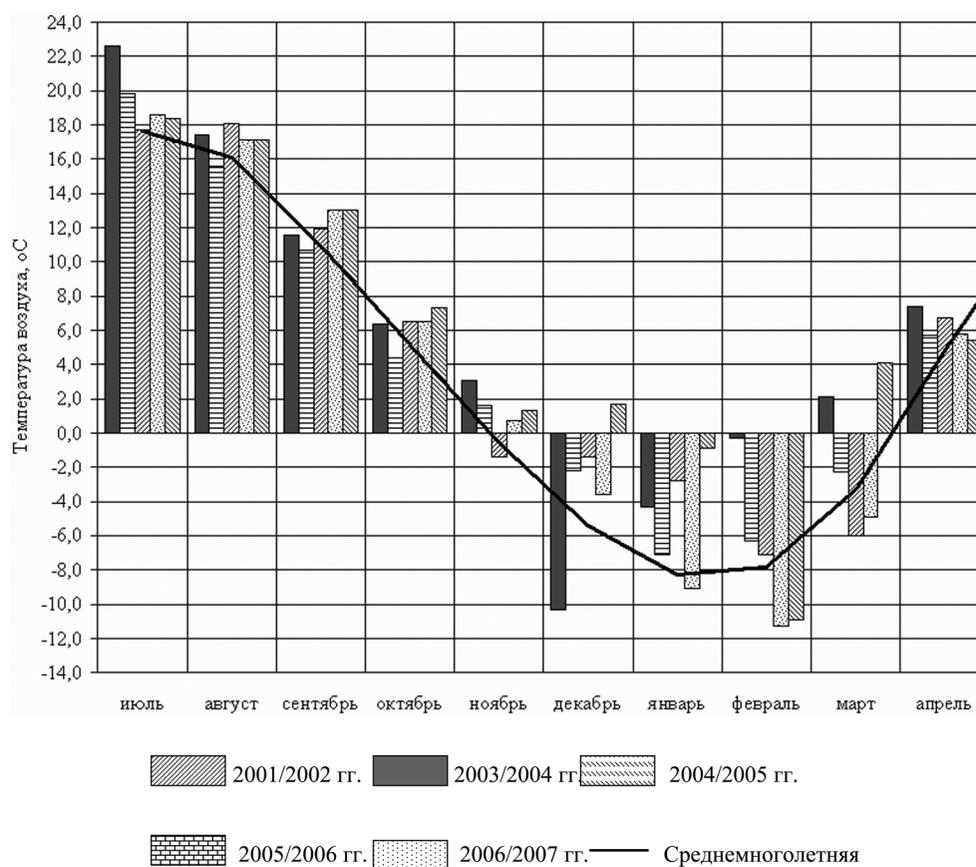


Рис. 1. Среднемесячная температура воздуха по данным Горецкой метеостанции

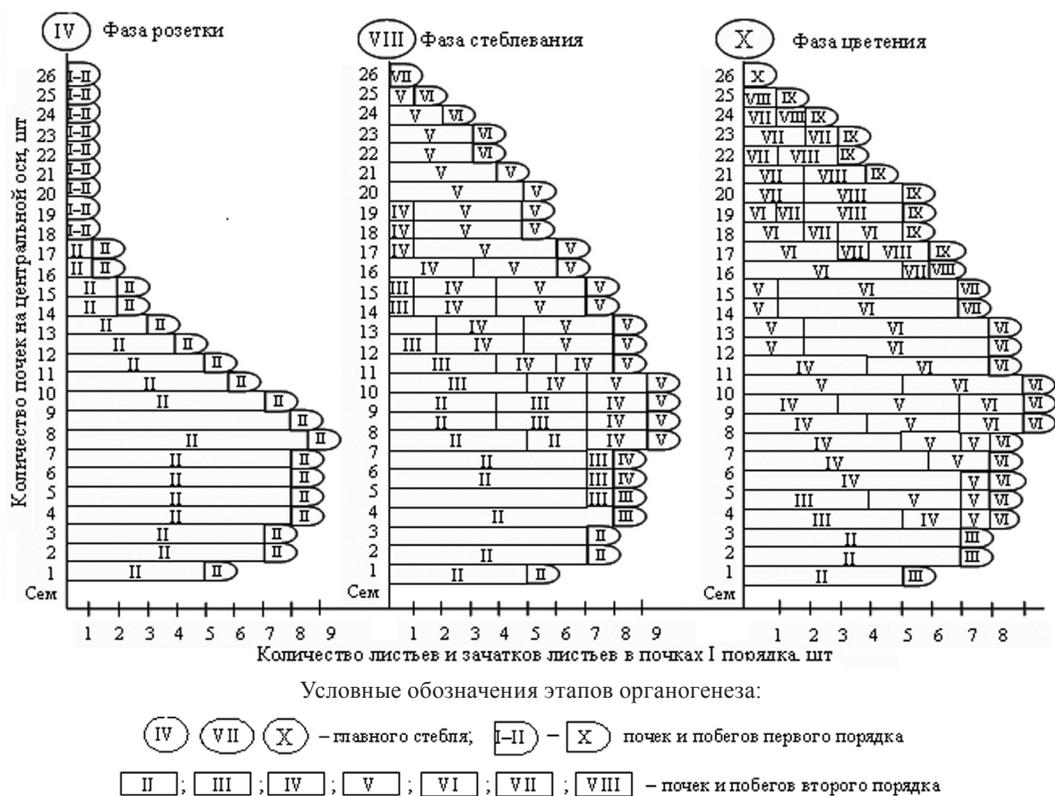


Рис. 2. Этапы органогенеза и формирование габитуса в динамике у растений озимого рапса.

Исследования проводили с сортом Лидер при густоте стояния растений в разные годы от 45 до 67 шт/м². Для анализа влияния густоты стояния на формирование габитуса растений. Этапы органогенеза исследовали в динамике у растений, выращенных в оптимальных условиях. Увеличение объекта в 4–100 раз проводили в основном при увеличении ×16 и ×25.

Результаты и их обсуждение. Результаты изучения закладки почек различных порядков и прохождения ими этапов органогенеза были обобщены, что позволило составить схематические модели формирования габитуса растений. На рис. 2 приведена модель растения средней степени развития, которое формируется при посеве в I–II декадах августа и рекомендуемой густоте стояния.

Исследования показали, что осенью в фазе розетки закладывается морфологическая структура растения, которая зависит от условий выращивания и при дальнейшем росте и развитии весной определяет его габитус и продуктивность. У растений ранних сроков сева (4–16 августа) закладывается 26–35 узлов, при более поздних сроках сева (20–31 августа) – 18–25 узлов на главном стебле. При одинаковых сроках сева на высоком фоне питания (N₃₅P₈₀K₁₂₀) у растений осенью формируется 30–33 узла, в то время как на слабом фоне (P₄₅K₉₀) – всего 21–23 узла.

Растения озимого рапса до наступления устойчивых холодов образуют 8–10 развитых настоящих листьев, из которых 3–4 нижних листа к концу осени желтеют и отмирают, а 4–6 функционируют. Зачаточные листья средней и верхней частей будущего стебля развиты в различной степени: в размерах от 3–5 см до бугорков, различимых лишь при многократном увеличении. В пазухе каждого листа, включая семядольные, закладываются почки – потенциальные ветви первого порядка. Они имеют зачаток стебля с листьями и почками второго порядка. Количество листьев в боковых почках зависит от места расположения их на центральном стебле. В самых нижних почках, расположенных в пазухах семядольных и 1–2 настоящих листьев, закладывается по 4–7 узлов. Ветвление остальных побегов первого порядка происходит по типу базотонии: нижние почки имеют по 7–14 листьев и почек второго порядка, по направлению к верхушке стебля число их уменьшается до 1 листа. Самые верхние 4–9 почек тесно расположены на центральной

оси стебля, прижаты друг к другу и к центральному конусу нарастания. Они образуют форму купола в окружении более крупных нижних листьев и почек. Наблюдения за дальнейшим развитием показывают, что продуктивные ветви развиваются именно из этих самых верхних молодых почек, конусовидно собранных в верхней части стебля.

Степень развития почек как осенью, так и весной зависит от их расположения на стебле. Конус нарастания в почках нижних узлов стебля продолжительное время находится на II этапе органогенеза и образует много листьев. Верхние почки, приближенные к центральному конусу нарастания, быстрее переходят к III этапу органогенеза и формируют только 1–3 узла и листа. Размер пазушных почек осенью варьирует от 0,5–1,0 см в нижних узлах, до 1 мм и менее – в верхних узлах стебля. При осеннем перерастании растений листья нижних боковых почек развиваются до типичных размеров.

У рапса преобладает закрытая моноподиальная система побегов, каждый из которых заканчивается продуктивным или неразвитым соцветием, поэтому закладка почек осенью является началом формирования потенциальной продуктивности растений.

Степень развития конусов нарастания центральной оси стебля и боковых почек происходит в акропетальном порядке. Осенью конус нарастания стебля находится на II этапе органогенеза в течение 30–50 дней (в зависимости от погодных условий). В этот период происходит закладка листьев на главной оси и в почках первого порядка. До наступления устойчивых отрицательных температур конус нарастания центральной оси стебля развивается до III–V этапов органогенеза. В почках, расположенных в пазухах листьев главного стебля, конусы нарастания осенью находятся на II этапе органогенеза. В условиях теплой погоды осенью конус нарастания может развиваться до VI–IX этапов органогенеза на центральной оси и до III–V этапов в почках первого порядка. В условиях теплой зимы 2006–2007 г. большая часть растений перезимовала в фазе розетки, центральный конус нарастания находился на VI этапе органогенеза. В то же время в разных посевах от 1,5 до 5,6% растений находились в фазах стеблевания, бутонизации и цветения, что соответствовало VII–IX этапам органогенеза. Высота стебля таких растений колебалась от 10 до 60 см, в нижних боковых почках были полностью развиты листья. Все растения, достигшие фаз бутонизации и цветения, погибли при отрицательных температурах, а вступившие в фазу стеблевания были частично повреждены или погибли.

Перерастание озимых зерновых культур обычно отмечается при наращивании большой вегетативной массы или переходе их к генеративной стадии развития. По нашим наблюдениям, главный стебель озимого рапса всегда переходит к генеративной стадии развития (III и последующие этапы органогенеза) осенью, поэтому перерастанием озимого рапса можно считать такое состояние растений, когда осенью трогаются в рост главный стебель, а в нижних боковых почках полностью развиты листья, при этом отдельные растения в посевах достигают фаз бутонизации и цветения.

Перерастание части растений озимого рапса осенью наблюдалось и в 2004–2006 гг., когда средняя температура воздуха до конца сентября – середины октября держалась выше 10 °С и превышала среднегодовое значение на 1–2 °С.

Образование листьев и закладка почек второго порядка в нижних 6–7 почках завершается к концу осенней вегетации, в остальных узлах этот процесс продолжается весной. Конусы нарастания в пазухах самых верхних 6–9 зачатков листьев не дифференцированы, но рано весной (при возобновлении вегетации) происходит их интенсивное развитие. Число узлов в почках второго и третьего порядков увеличивается в базипетальном направлении. К началу роста стебля весной процесс закладки почек второго, а у крупных растений и третьего порядков, завершается (рис. 2). К этому времени полностью формируется морфологическая структура растения, которая регулируется сроками сева, густотой стояния, фоном питания и другими факторами.

Весной колебания температуры от отрицательной к положительной и наоборот отрицательно сказываются на развитии растений. Хорошо развитые растения, находящиеся на VI–VII этапах органогенеза, при кратковременном потеплении успевают возобновить развитие, а затем при похолодании могут повреждаться зачаточные бутоны на главной кисти.

При возобновлении вегетации весной конус нарастания главного стебля быстро развивается. Примерно через месяц наступает VIII этап органогенеза (фаза бутонизации), а через 50–55 дней после начала вегетации – IX этап и цветение главного стебля.

На основе наблюдений выделены мощные, средние и слабые растения. Мощные растения формируются осенью при посеве в ранние сроки (первая половина августа) и малой густоте стояния (20–40 шт/м²); средние – при севе в I–II декадах августа и густоте 60–80 шт/м²; слабые – при севе во второй половине августа и большой густоте стояния (100–160 шт/м²).

Прохождение этапов органогенеза в соцветиях различных порядков весной продолжается в акропетальном направлении. При этом верхние почки и побеги первого порядка отстают от центрального побега на один этап органогенеза, центральные – на 2, а нижние – на 3–4 этапа (таблица). Конусы нарастания двух самых нижних почек обычно повреждаются частицами почвы на II этапе органогенеза и далее не развиваются. Развитие почек второго порядка отстает от ветвей первого порядка на 1–2 этапа, ветвей третьего порядка – на 2–3 этапа органогенеза.

Состояние соцветий и почек первого порядка по этапам органогенеза в начале цветения озимого рапса, 2006 г.

Степень развития растений	Этап органогенеза					
	IX	VIII	VII	VI	V	II (поврежд.)
Мощные	Главная кисть	1–13*	14–17	18–23	24–30	31–32
Средние	Главная кисть	1–8	9–14	15–19	20–24	25–26
Слабые	Главная кисть	1–5	6–8	9–11	12–18	19–20

*Нумерация соцветий и почек в базипетальном направлении.

После цветения и оплодотворения начинают развиваться семечки завязи и физиологические процессы в растении направлены в большей степени на формирование стручков, поэтому при достижении X этапа органогенеза начинается усыхание верхушек соцветий и почек первого–второго порядков, конус нарастания которых был на V–VII этапах.

На основе наблюдений установлено, что продуктивные ветви формируются из верхних 5–12 побегов, которые в начале цветения отставали в развитии от центрального соцветия на один этап органогенеза. На этих же побегах почки второго и третьего порядков более развиты по сравнению с почками первого порядка в центральной и нижней части стебля. Зачаточные соцветия в слаборазвитых почках ускоряют свое развитие, зацветают и формируют стручки, если на главной кисти и верхних ветвях первого порядка не завязались семена.

Развитие генеративных органов в пределах одного соцветия рапса имеет существенные отличия от других культур. У рапса простое соцветие (кисть) состоит из поочередно расположенных цветков, число которых может достигать 60 и более. Цветение и плодообразование в соцветии происходит в базипетальном направлении. Это объясняется тем, что на IV этапе органогенеза боковые конусы обгоняют в развитии центральный конус, поэтому нижние цветки и бутоны более развиты по сравнению с таковыми в верхней части соцветия.

В каждом развивающемся соцветии рапса можно одновременно наблюдать несколько этапов органогенеза: от III в верхней части до IX–X в нижней части соцветия. Проекция расположения элементов соцветия, соответствующих различным этапам органогенеза, представлена на рис. 3.

Продолжительность органобразования в соцветиях зависит от условий выращивания. У мощных растений при оптимальном снабжении влагой и элементами питания этот процесс более продолжительный, формируется большее число развитых бутонов, цветков и стручков.

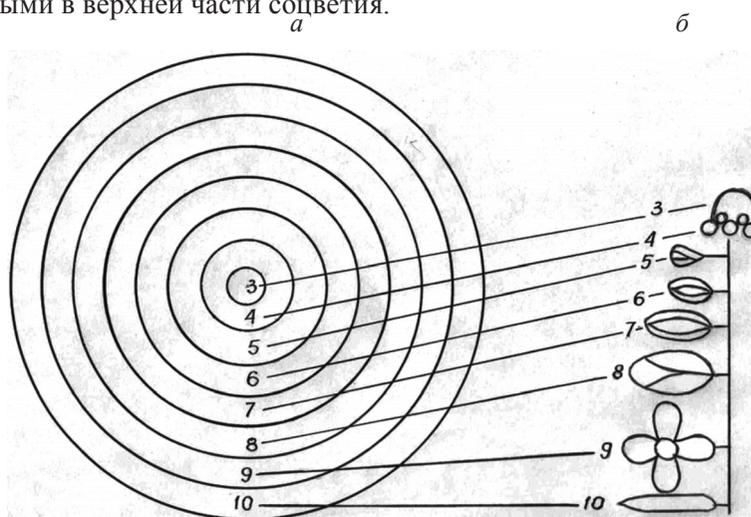


Рис. 3. Схематическая модель соцветия рапса в фазе цветения: а – проекция сверху; б – продольный вид; 3–10 – этапы органогенеза

Выводы

1. Проведенные исследования позволили установить, что в процессе своего развития в условиях Беларуси озимый рапс переходит к генеративной стадии в конце осенней вегетации. Осенью закладываются соцветие и почки на главном стебле, формируется начальный потенциал продуктивности растений по числу заложённых почек.

2. В зависимости от погодных условий конус нарастания главного стебля перед уходом в зиму может находиться на III–IV этапах, а при перерастании растений озимого рапса – на VII–IX этапах органогенеза. Степень развития почек первого порядка зависит от их расположения на стебле: почки в нижней части стебля осенью находятся на II этапе, а весной развиваются до III–VI этапов; почки в верхней части стебля осенью не дифференцированы, но весной быстро развиваются и отстают от главной кисти только на один этап органогенеза.

3. Формирование органов соцветия озимого рапса происходит осенью при наступлении III этапа органогенеза и продолжается весной до начала плодо- и семяобразования. В соцветиях рапса до конца цветения одновременно могут находиться недифференцированный конус нарастания, зачаточные и развитые бутоны, цветки и стручки, соответствующие III–X этапам органогенеза.

4. Габитус растений озимого рапса формируется в несколько этапов: осенью – по количеству почек на главном стебле; весной – по количеству почек II и III порядков, степени развития их и образованию продуктивных побегов.

Литература

1. Куперман Ф. М. Морфофизиология растений: Учеб. пособие. М.: Высшая школа, 1984. 240 с.
2. Биология развития культурных растений: Учеб. пособие / Под ред. Ф. М. Куперман. М.: Высшая школа, 1982. 343 с.
3. Ламан Н. А., Янушкевич В. Н., Хмурец К. И. Потенциал продуктивности хлебных злаков: Технологические аспекты реализации. Минск: Наука и техника, 1987. 224 с.
4. Пилюк Я. Э. Основные закономерности органогенеза рапса // Земледелие и селекция в Беларуси: Сб. науч. тр. Минск, 2004. Вып. 40. С. 220–228.
5. Шпота В. И., Бочкарева Э. Б. Некоторые особенности органогенеза озимых крестоцветных в связи со сроками посев // Сельскохозяйственная биология. М.: Колос, 1976. С. 778–780.
6. Шпота В. И., Бочкарева Э. Б. Некоторые особенности органогенеза озимых крестоцветных // Бюл. науч.-тех. информ. по масличным культурам. Краснодар, ВНИИМК, 1977. Вып. 2. С. 18–22.
7. Агрономическая тетрадь. Возделывание рапса и сурепицы / Под ред. Б. П. Мартынова. М.: Россельхозиздат, 1986. 120 с.
8. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 250 с.

O. S. KLOCHKOVA

HABITUS FORMATION AND THE ORIGIN OF ORGANOGENESIS STAGES OF WINTER RAPE PLANTS

Summary

During 2001–2007 years the development of the central stem and side buds of winter rape plants was investigated in autumn and winter. The investigations showed that in autumn the morphological structure of a plant is set in the rosette, depends on the growing conditions, and determines its habitus and productivity with a further growth and development in spring.

Depending on the climate conditions the cone of growing the main stem can be at III–VI stages before going into winter and – at VII–IX stages of organogenesis at overgrowing of winter rape plants. The formation of organs of the winter rape raceme takes place in autumn when III stage of organogenesis rises and continues in spring up to the beginning of seed formation. The habitus of winter rape plants is formed in several stages: in autumn – by the number of buds on the main stem; in spring – by the number of buds of the first and second orders, degree of their development and formation of productive sprouts.