

DOI

10.30901/2227-8834-2018-1-89-102

УДК 58.001; 581.6

А. А. Синюшин

Московский государственный
университет имени
М. В. Ломоносова,
биологический факультет, Россия,
119234 Москва, Ленинские горы,
д. 1, стр. 12, e-mail:
asinjushin@mail.ru

Ключевые слова:

*бобовые культуры,
морфология, соцветие,
синфлоресценция,
паракладий, ветвление,
флоральная единица*

Поступление:

13.11.2017

Принято:

21.03.2018

ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ

**К УНИФИКАЦИИ ОПИСАТЕЛЬНОЙ ТЕРМИНОЛОГИИ В
СЕЛЕКЦИИ БОБОВЫХ. СОЦВЕТИЕ**

Одним из приемов в селекции растений является внедрение в генотип культивируемых форм различных морфологических мутаций. В результате наблюдаемое фенотипическое разнообразие в культуре зачастую значительно выходит за рамки спектра изменчивости у дикорастущих растений. Это относится и к семейству Бобовых (Fabaceae), представители которого являются важными культурами в России и других странах. Большое значение для селекции имеют признаки соцветия. Однако в настоящее время отсутствуют общие подходы к описанию соцветий у культивируемых Бобовых. Для разных культур используют различные наборы терминов, что затрудняет понимание. Данное положение также усложняет перенесение знаний, полученных при селекционной работе, в смежные области знаний – генетику развития, ботанику.

В работе предложено выделить три основных типа строения синфлоресценций у культурных Бобовых (подсемейство Мотыльковых) России и сопредельных стран. В основу положено строение флоральной единицы – цветоносной структуры, завершающей главный побег и параклади. У бобовых культур России выделено три типа строения флоральной единицы – простая (*Galega*, *Lupinus*), двойная (*Pisum*, *Vicia*) или тройная (*Phaseolus*, *Vigna*) кисть. Использование представления о флоральной единице позволяет ориентироваться на минимальный порядок ветвления, в то время как максимальный порядок цветоносных побегов достигим лишь при определенных условиях и потому может быть недостаточно информативным.

В предлагаемых терминах описаны некоторые более сложные случаи – фасциация, метелковидные соцветия, образование сериальных почек, детерминантный тип роста. Приведен возможный алгоритм описания соцветий у Бобовых. Он основан на присвоении главному побегу I порядка и установлению того, какой порядок имеют цветки по отношению к главному побегу.

DOI
10.30901/2227-8834-2018-1-89-102

ORIGINAL ARTICLE

A. A. Sinjushin

Biological Faculty of the
M.V. Lomonosov Moscow
State University,
1-12, Leninskie Gory, 119234
Moscow, Russia, e-mail:
asinjushin@mail.ru

Key words:

*legume crops, morphology,
inflorescence, synflorescence,
paracladium, branching, floral
unit*

Received:

13.11.2017

Accepted:

21.03.2018

**ON UNIFICATION OF DESCRIPTIVE NOMENCLATURE OF
INFLORESCENCE MORPHOLOGY FOR BREEDING OF
LEGUMES**

One of the approaches in plant breeding is introduction of different morphological mutations in a genotype of cultivated forms. The resulting phenotypic polymorphism among crops often goes far beyond the existing range of variation observed in wild-growing plants. This is also vital for a legume family (Fabaceae), with many of its members being important crops in Russia and worldwide. Different sets of terms are used for different crops, thus complicating the comprehension. The existing situation also confuses a transfer of data obtained by breeders to other fields, such as developmental genetics or botany.

We propose to define three basic types of synflorescence structure in cultivated legumes of Russia and neighboring regions. This approach is based on the features of the floral unit, i.e. the flower-bearing structure which terminates the main stem and paracladia. In legume crops of Russia, three types of the floral unit can be listed, viz. simple (*Galega*, *Lupinus*), double (*Pisum*, *Vicia*) or triple (*Phaseolus*, *Vigna*) raceme. As the floral unit comprises a minimum of flowering, the proposed concept requires a minimum order of branching for distinguishing between types. Oppositely, maximum order of branching can be observed only under certain growing conditions and hence is weakly informative.

We use the proposed set of terms to describe a few more complicated cases (fasciation, paniculate inflorescences, production of serial buds, determinate growth type). We also provide a possible algorithm of inflorescence description in legumes. This algorithm is based on assignment of the 1st order to the main stem and defining which order the flowers have with respect to this stem.

Введение

На протяжении всей своей истории селекция растений была связана с закреплением в генотипе сорта каких-либо наследуемых особенностей, нехарактерных для дикого типа – неокультуренной формы того же вида. Получающиеся в результате комбинации морфологических признаков чрезвычайно разнообразны и зачастую довольно существенно отличаются от интуитивно понимаемой «нормы», присущей таксону. Исходным материалом для селекции все чаще становятся не дикорастущие формы, а мутанты, у которых разнообразие фенотипов значительно больше, чем у исходных сортов.

Получаемый материал интересен не только для селекционеров, но и для специалистов по генетике развития, и для ботаников. Традиционно «уклоняющиеся» формы (уродства, тераты) были предметом изучения лишь немногих морфологов, специалистов по тератологии. Только в последние десятилетия наметился синтез классической ботаники, генетики развития и эволюционной биологии, в русле которого изучение мутантов приобрело не меньшее значение, чем анализ «нормальной» изменчивости таксонов растений.

Семейство Бобовых (Leguminosae = Fabaceae s.l.) является рекордсменом по числу одомашненных представителей (Harlan, 1992). Селекция разных культур ведется в различных регионах мира, и для очень многих видов накоплен обширный материал по наследственной изменчивости. Морфологические мутанты с измененным строением побега, листа и соцветия используют в селекции гороха, бобов, фасоли, люпинов и т. д.

По мере развития частной генетики и селекции различных бобовых культур наметилась серьезная проблема, связанная с отсутствием общепонятной

терминологии для описания различных фенотипов.

Терминологического единства нет не только между источниками на разных языках – это скорее предсказуемо. В отечественной литературе отмечается значительное несходство терминологического аппарата между разными областями знаний (ботаникой, генетикой, селекцией), между направлениями изучения разных культур (например, в селекции гороха и люпина), и даже между разными организациями, занимающимися селекцией одной и той же культуры. Возникающий хаос понятий ограничивает область распространения полученных данных, затрудняет их обобщение, требует множества уточнений. Синтез знаний как таковой становится практически невозможным.

В качестве яркого примера можно привести термин «детерминантный», используемый в литературе по селекции разных культур. У гороха, бобов и фасоли под «детерминантным» понимают такое строение соцветия, при котором главный побег завершается цветоносом, сходным с пазушным (см. ниже). Однако существуют «детерминантные» формы гороха, у которых строение соцветия в принципе не изменено, лишь укорочено время цветения (мутанты *determinate habit*). У люпина узколистного «детерминантными» называют такие формы, у которых подавлено ветвление, причем нет единства в понимании того, в какой степени и на побегах какого порядка (Vlasova, 2014). Таким образом, приходится уточнять, к какой культуре относится и в чем конкретно понимании используется тот или иной термин, пусть даже и широко употребляемый.

Эта проблема отчасти присуща и морфологии нормальных соцветий как разделу ботаники, в которой по сути нет общепринятой классификации соцветий и устоявшегося корпуса терминов для их описания. Приведем обширную цитату:

«Первостепенное значение придавали и различию простых и сложных соцветий, и направлению основной генетической спирали листьев на осях разных порядков ветвления, и наличию/отсутствию терминального цветка... и числу узлов с ветвями на главной оси соцветия... и типу нарастания главной и боковых осей соцветия, и длине узлов на главной и боковых осях, и числу порядков ветвления с числом осей разных порядков ветвления, и даже тонкому строению меристем, продуцирующих соцветие» (Kuznetzova, Timonin, 2017, p. 13). Из этой выдержки изъяты ссылки на источники – общим числом около сорока. Литература, посвященная морфологии соцветий многочисленна, но по сути речь идет о нескольких плохо сводимых друг к другу концепциях, которые практически не включают в рассмотрение разнообразие культурных растений, зачастую отличное от их дикорастущих родичей.

Настоящая работа призвана отчасти унифицировать номенклатуру, используемую при описании соцветий у Бобовых. Основная цель – сделать термины понятными не только специалистам по частной генетике или селекции одной культуры, но и селекционерам по другим культурам, ботаникам, генетикам. Даны описания основных вариантов строения соцветий у бобовых культур России, приведены часто используемые синонимы.

Соцветие Бобовых: общие принципы нормального строения

Изучение соцветий относится к одной из самых сложных областей морфологии растений (Troll, 1964; Fedorov, Artyushenko, 1979; Kuznetzova et al., 1992; Endress, 2010), содержащей достаточное количество терминологических и понятийных противоречий. Кроме того, Бобовые являются третьим по величине семейством цветковых растений, и разнообразие соцветий в нем огромно. Поэтому здесь

мы ограничимся только теми видами из подсемейства Мотыльковых (Papilionoideae), которые выращивают как хозяйственно ценные культуры в России и сопредельных странах. Как мы увидим далее, все случаи могут быть сведены к трем основным типам.

Здесь и далее мы будем использовать следующие понятия (рис. 1):

1. Главный побег (побег I порядка): в первый год жизни – побег, развивающийся из почечки зародыша; в последующие годы – годичное производное одной почки возобновления. Именно так мы предлагаем определять порядок побега. В доступной русскоязычной литературе единства в этом вопросе нет, что также затрудняет понимание приводимых описаний.

2. Боковой побег (порядка n): побег, формирующийся из почки в пазухе листа на побеге порядка n–1. Так, из почек в пазухах листьев на главном побеге (I порядок) будут формироваться побеги II порядка, на них – III порядка и т. д.

3. Флоральная единица: цветоносная структура, завершающая главный побег и паракладию. Принципиально, что под флоральной единицей (ФЕ) понимают некий минимум цветения (Kuznetzova, 1992). Даже у сильно угнетенных, «голодающих» форм, у которых ветвление подавлено, флоральная единица на главном побеге развивается.

4. Паракладий: боковой побег, дублирующий по строению главный, т. е. завершающийся образованием флоральной единицы (ФЕ). Иногда (Weberling, 1989) паракладию делят на короткие и длинные. Это возможно не во всех случаях (см. ниже). У длинных паракладиев, как и у главного побега, есть несколько вегетативных узлов, образующих стерильную зону (*gynotagma*). У коротких паракладиев первый же узел обычно является продуктивным, то есть уже относится к ФЕ. У некоторых бобовых (например, у дрока *Genista*) граница между длинными и короткими паракладиями проходит

неявно, но у культивируемых видов затруднений в их различении, как правило, нет. Развитие длинных паракладиев обычно называют ветвлением или израстанием.

5. Синфлоресценция: система всех цветоносных осей сезонного прироста.

6. Прицветник (брактея): кроющий лист в соцветии. Обычно отличается от листьев вегетативной части побега по размерам, строению; может рано опадать.

7. Прицветнички (брактеоли, иногда брактеолы): парные (у Бобовых) органы листовой природы, развивающиеся на цветоножке или под чашечкой. Из возделываемых Бобовых России они обычны для трибы Фасолевых (фасоли, вигны, долихоса, сои) и люпинов. Вопреки имеющемуся мнению (Zelenov, 2001), у гороха никогда не бывает прицветничков. Парные чешуевидные органы, наблюдаемые у основания цветоножки у некоторых мутантов гороха, представляют собой прилистники брактеей, пластинка которых не развивается. Настоящие прицветнички должны располагаться выше на цветоножке или под чашечкой и совершенно нехарактерны для трибы Виковых. Это соображение подтверждает и тот факт, что они исчезают при редукции прилистников (Sinjushin, 2013).

Как указывает Т. В. Кузнецова (Kuznetzova, 1992), существует несколько взаимодополняющих (комплементарных) подходов к описанию строения соцветий. Здесь мы будем пользоваться преимущественно так называемым *типологическим* подходом. Объектом изучения в рамках этого подхода является система цветоносных осей, сформировавшихся за один сезон. Коль скоро большинство бобовых культур России являются однолетниками, для них этот прием вполне оправдан. В соответствии с типологическим подходом, вся система цветоносных осей, несущих ФЕ (главный побег и параклади), носит название *синфлоресценции*. Это понятие не

тождественно «соцветию»: последнее предполагает некоторую структурную обособленность цветоносной части побега (укорочение междоузлий, изменение расположения и строения листьев и т.д.).

По утверждению Т. В. Кузнецовой (Kuznetzova, 1992: 15), «ФЕ представляет собой тот элемент синфлоресценции, к которому во многих (но не во всех!) случаях можно применить понятие “соцветие”». Далее мы будем пользоваться понятием ФЕ для выделения трех основных типов синфлоресценций. В основном, это сделано для того, чтобы избежать привлечения дополнительной сложной терминологии, изначально родившейся в русле морфологии растений и практически отсутствующей в литературе по генетике развития или селекции.

Кроме того, из многих публикаций совершенно не очевидно, что авторы понимают под соцветием (например, «разнообразные группы цветков»: Fedorov, Artyushenko, 1979). Интуитивно подразумевается, что соцветие предполагает «визуальную обособленность от вегетативной сферы» (Kuznetzova, Timonin, 2017). Если следовать этому критерию, то, например, «соцветием» клевера можно считать или отдельные головки, или кисти головок. Так, именно головковидной кистью считают соцветие клевера ползучего Ал. А. Фёдоров и З. Т. Артюшенко (Fedorov, Artyushenko, 1979). Понятие о синфлоресценции позволяет ввести единую «систему координат» для разных видов растений – например, для сравнения разных таксонов или нормальных и мутантных особей.

Ниже рассмотрим три основных типа синфлоресценций, встречающихся у культивируемых Бобовых. В основу этого разделения положено строение флоральных единиц – «минимального цветения», развивающегося даже у угнетённых цветущих экземпляров.

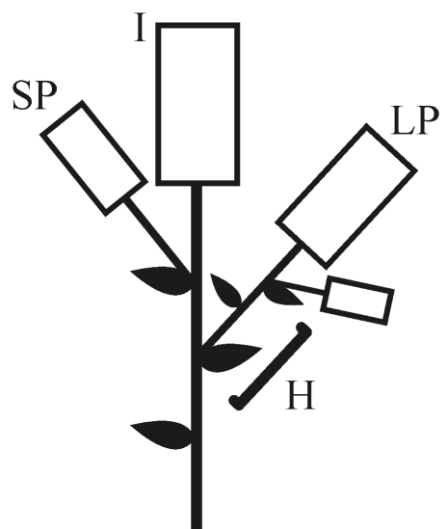


Рис. 1. Общая схема строения синфлоресценции.

Прямоугольниками изображены флоральные единицы, завершающие главный побег (I) и паракладии – короткие (SP) и длинные (LP). Длинные паракладии отличаются от коротких наличием в основании стерильной зоны – гипотагмы (H). Листья обычного строения обозначены черными контурами.

Fig. 1. A principal scheme of synflorescence structure

Rectangles depict floral units terminating both the main stem (I) and paracladia, short (SP) and long (LP). As compared with short paracladia, long ones have a sterile proximal portion, hypotagma (H). Leaves of typical structure are depicted as black contours.

Тип 1. ФЕ – простая кисть

Цветки развиваются непосредственно на главном побеге (I порядок) в пазухах прицветников (рис. 2). Кисть открытая (нет верхушечного цветка). Цветоножки всех цветков на главном побеге представляют собой оси II порядка. Именно так устроено соцветие у люпина (*Lupinus*), козлятника (*Galega*). У люпина коротких паракладиев нет (рис. 2, б). У козлятника верхушечная ФЕ (простая кисть) хорошо отличается от предшествующей части побега изменением не только в строении листьев (оппадающие ланцетные прицветники вместо непарноперистосложных), но и в их расположении (спиральное вместо двурядного). Также у козлятника есть короткие паракладии (у *G. orientalis* обычно один, у *G. officinalis* несколько).

У некоторых форм люпинов в пазухах обычных пальчатых листьев в верхней

части побега развиваются не длинные паракладии, а одиночные цветки (рис. 2, в). Такой вариант называют «детерминантным», «колосовидным» или «эпигональным» (Kuptsov, 1997; Vlasova, 2014). Однако такое изменение никак не влияет на принцип строения соцветия: речь по-прежнему идет о флоральной единице – *простой кисти с заменой длинных паракладиев на цветки*.

Тип 2. ФЕ – двойная кисть (сложная кисть, кисть кистей)

Главный побег (ось I порядка) нарастает неограниченно. На нем образуются листья типичного для данного вида строения, в их пазухах – кистевидные короткие паракладии (оси II порядка; их иногда называют *элементарными соцветиями*, рис. 3, а). Они представляют собой кисти (горох *Pisum*, чина *Lathyrus*, вика *Vicia*, бобы *V. faba*, чечевица *Lens*, нут *Cicer*, донник

Melilotus, люцерна *Medicago*, соя *Glycine*), зонтики (лядвенец *Lotus*, сераделла *Ornithopus*), головки (клевер *Trifolium*, пажитник *Trigonella*, некоторые люцерны), колосья (некоторые эспарцеты *Onobrychis*, астрагалы *Astragalus*). Эти пазушные соцветия могут быть обеднены до одного цветка (чина посевная *L. sativus*, вика посевная *V. sativa*, рис. 3, б), иметь сильно укороченную ось (некоторые вики, включая посевную), но в норме всегда остаются открытыми: даже единственный цветок является боковым.

У гороха, чины и вики цветки на этих соцветиях обычно развиваются без прицветников, у клевера и донника – в пазухах прицветников. Цветки имеют III порядок по отношению к главному побегу.

У некоторых видов клевера главный побег рано прекращает нарастание, и последняя (или даже единственная) головка может выглядеть верхушечной, хотя при анализе взаимного расположения кроющих листьев становится очевидным, что на самом деле она имеет пазушное положение.

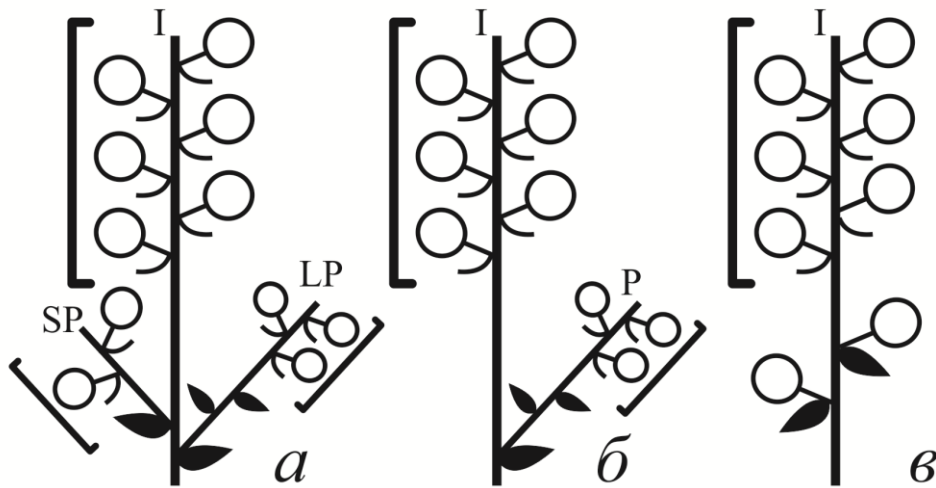


Рис. 2. Схемы строения синфлоресценций типа 1
Синфлоресценция с флоральной единицей – простой кистью, короткими паракладиями (как у *Galega*, а) и без них (как у *Lupinus*, б). в – «детерминантная» форма соцветия у люпина с заменой длинных паракладиев на одиночные цветки. Цветки обозначены кружками (большой диаметр соответствует более раннему распусканию цветков), прицветники – дугами, флоральные единицы отмечены скобками сбоку от оси. I – побег I порядка, P – паракладий. Прочие обозначения см. рис. 1.

Fig. 2. Schemes of synflorescences of the 1st type
A synflorescence with a floral unit comprising a simple raceme, with short paracladia (as in *Galega*, а) or lacking them (as in *Lupinus*, б). в – “determinate” growth type in lupine with single flowers replacing long paracladia. Flowers are represented with circles (larger circles correspond to earlier anthesis), bracts are depicted as arcs, floral unit is marked with a crochet on the left. I – 1st order stem; P – paracladium. See fig. 1 for other designations.

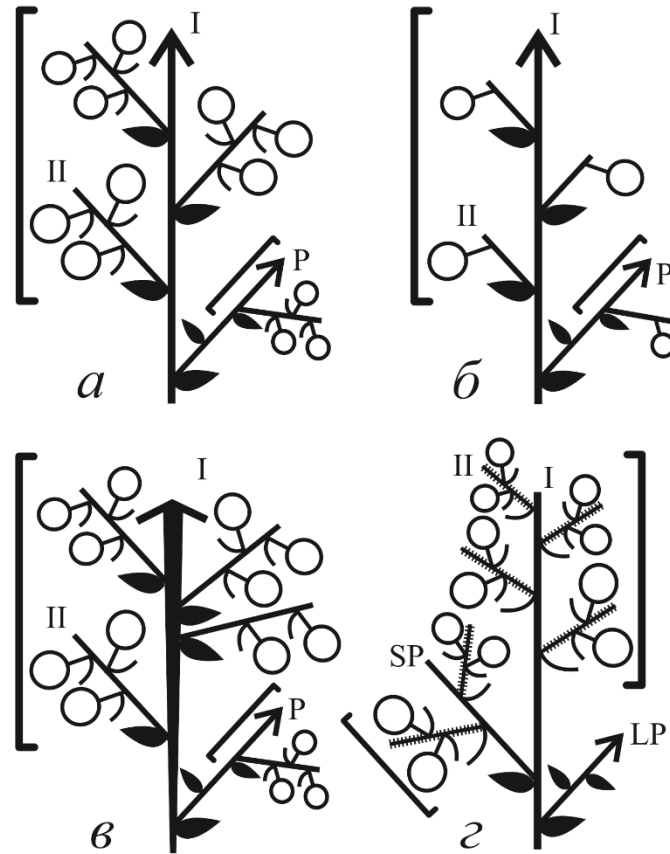


Рис. 3. Схемы строения синфлоресценций типа 2

а – основной план строения. II – кистевидное соцветие (короткий паракладий, ось II порядка); стрелка – побег, нарастающий неограниченно в течение всего периода цветения-плодоношения. б – двойная кисть с обеднением пазушных кистей до одного цветка и редукцией прицветников (как у *Lathyrus sativus*). в – с фасциацией главного побега. г – «детерминантный тип роста» у видов, для которых в норме характерны тройные кисти – например, у фасоли или голубиногороха (см. рис. 4; длинные паракладии показаны упрощенно). Укороченные оси выделены поперечной штриховкой. Прочие обозначения см. рис. 1, 2.

Fig. 3. Schemes of synflorescences of the 2nd type

а – general principle of architecture. II – racemose inflorescence (2nd order axis); arrow – stem proliferating unlimitedly during the whole flowering and fruiting period. б – double raceme with axillary racemes reduced until solitary flowers (as in *Lathyrus sativus*). в – fasciation of the main stem. г – “determinate” growth type in species normally having triple racemes (as in *Phaseolus* or *Cajanus*, see fig. 4; long paracladia not shown). For other designations, see figs. 1, 2.

Тип 3. ФЕ – тройная кисть (кисть псевдокистей)

Главный побег (ось I порядка) нарастает неограниченно. На нем образуются листья типичного для данного вида строения, в их пазухах – оси II порядка (элементарные соцветия). Они выглядят как кисти, но в пазухах прицветников, которые на них развиваются, обычно образуется не один цветок, а несколько (2 или больше), как правило, каждый в пазухе собственного прицветника. Эти пары цветков на самом деле принадлежат к очень сильно

укороченным осям III порядка. Цветоножки каждого цветка имеют IV порядок (рис. 4). Среди культивируемых бобовых такое строение соцветия характерно для многих представителей трибы Фасолевых (Phaseoleae): фасоли *Phaseolus*, вигны *Vigna*, голубиногороха *Cajanus*, лаблаба (*Lablab* или *Dolichos*). У лаблаба цветков на укороченной оси III порядка обычно больше двух. Для Фасолевых характерны прицветнички, поэтому формируется компактная группа органов листовой природы. Элементарные соцветия, которые

сходны с простыми кистями, но имеют кистями» или «псевдокистями» более сложное строение, в зарубежной литературе зачастую называют «ложными» (pseudoracemes: Tucker, 1987).

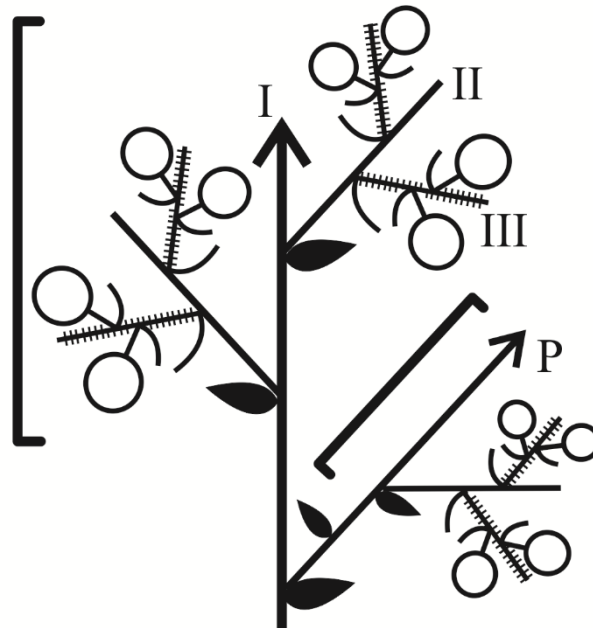


Рис. 4. Схема строения синфлоресценций типа 3
Римскими цифрами показаны порядки осей. Прочие обозначения см. рис. 1–3
Fig. 4. Scheme of synflorescence of the 3rd type
Roman numerals denote orders of axes. See figs. 1-3 for other designations

Сходное по архитектуре соцветие образуют мутанты *secondary inflorescence development (sid)* у донника белого (Hirsch et al., 2002). Как считается, у них меристема одиночного цветка замещается меристемой кистевидного соцветия, поэтому порядок ветвления повышается на один и формируется *тройная кисть*.

Строение синфлоресценций у некоторых мутантов

Фасциация

Фасциация побега представляет собой неконтролируемое разрастание апикальной меристемы, приводящее к образованию уплощенного стебля и нарушениям в листорасположении. За редкими исключениями, у Бобовых это явление ограничивается только главным побегом, не меняя архитектуры соцветия существенно (рис. 3, в). Так, у фасцированных мутантов гороха образуются пазушные кистевидные соцветия нормального строения, длинные параклади обычно не имеют признаков

фасциации, цветки развиваются без нарушений (Sinjushin, 2011, 2016). У некоторых мутантов пазушные соцветия могут нести меньшее количество цветков, чем в норме, или становиться закрытыми: на них образуется верхушечный цветок аномального строения. Однако ФЕ в фасцированном соцветии остается двойной кистью (в случае гороха, сои, нута) или простой кистью (у люпинов).

Для описания фасцированных форм гороха в различных источниках используют термины «штамбовый» или «ложный зонтик». Первый из этих терминов неудачен: «штамбовыми» называют растения, которые растут без разветвлений (Vinokur et al., 1935–1940); к фасцированным растениям гороха или люпина это не относится. Термин «ложный зонтик» является калькой с немецкого *Trugdolde* из классической работы Г. Менделя (Mendel, 1866) и также неудачен, потому что формирующееся соцветие не является зонтиком с морфологической точки зрения. Кажущееся сходство с зонтиком (скорее со

щитком) связано с укорочением верхних междоузлий, но часть междоузлий ФЕ обычно остается удлиненными. Фасцированные формы люпина описывают как «пальмовидный тип» (Kuptsov, 1997), что также представляется избыточным и без специальных разъяснений малопонятным для читателей, не знакомых с селекцией этой культуры.

Детерминантный тип роста

Как мы уже упоминали выше, под детерминантным типом роста (ДТР) для различных культур понимают разные преобразования структуры соцветия.

У люпинов детерминантными (колосовидными, эпигональными) называют формы, у которых вместо длинных паракладиев развиваются одиночные цветки (см. выше). У мутантов *determinate* (*det*) гороха происходит образование 2–5 пазушных кистей (коротких паракладиев), а затем главный побег завершается соцветием, сходным по строению с пазушным, т. е. происходит переход ФЕ от двойной кисти к простой. Элементарные пазушные соцветия становятся короткими паракладиями. Подобные преобразования характерны для детерминантных форм бобов, сои, люцерны. У бобов формирующаяся простая кисть может оказаться закрытой – с истинно верхушечным цветком неправильного строения (Sinjushin, 2013). В некоторых источниках подобный тип ДТР у гороха носит название «московского» или «луганского» типов детерминантности (Kondykov et al., 2006). ФЕ у растений типа «люпиноид» (сочетание фасциации побега с образованием верхушечного соцветия) в предлагаемой системе терминов можно обозначить как *простую фасцированную кисть*. Интересно, что в этом случае главный побег и боковые побеги будут завершаться по-разному: фасциация проявляется только на главном побеге, а длинные паракладии оканчиваются простыми 1-2-цветковыми кистями без признаков разрастания оси.

Сходным образом происходит переход к детерминантному типу роста у фасоли, голубиногороха, вигны. Однако у них верхушечное положение занимает видоизмененная двойная кисть («псевдокисть», рис. 3, г), становящаяся флоральной единицей (Saxena et al., 2017). Интересно, что у всех перечисленных

растений изменение в структуре синфлоресценции (ДТР) связано с мутациями одного и того же гена (Sinjushin, 2015).

У гороха также описывают «самарский» тип ДТР: происходит недоразвитие прилистников в верхней части побега, который в свою очередь рано прекращает нарастание (Kondykov et al., 2006). Подобное изменение не влияет на структуру синфлоресценции, и ее правильнее классифицировать как *двойную кисть с недоразвитием прилистников в верхней части побега*. Число продуктивных узлов у таких растений очень изменчиво и при некоторых условиях сравнимо с таковым у нормальных растений без ДТР (Kondykov et al., 2006; Sinjushin et al., 2016).

Метелковидные соцветия

Во всех перечисленных случаях достаточно легко разграничить ФЕ и паракладии (иногда двух типов – короткие и длинные). Однако возможны случаи, когда в составе соцветия боковые побеги в нижней части имеют больший порядок ветвления, чем побеги в верхней части, т. е. степень разветвления боковых побегов как бы плавно угасает снизу-вверх. Такие соцветия классифицируют как *метелковидные*. В норме у культивируемых бобовых такие соцветия редки. Возможно, примером может служить софора японская (*Styphnolobium japonicum*), часто используемая в городском и парковом озеленении.

Метелковидные пазушные соцветия были описаны у мутантов люцерны посевной (*Medicago sativa*) (Dzyubenko, Dzyubenko, 1992). Для вида в целом характерна ФЕ по типу двойной кисти (тип 2), но у мутантов вместо пазушных кистей формируются многократно разветвленные метелковидные соцветия (рис. 5). Возникают синфлоресценции по типу *кисти из метелковидных элементарных соцветий*. Подобные нарушения развития возможны и у других Бобовых при заражении различными вирусами или фитоплазмами (например, Lee et al., 2012). В этом случае хозяйственного значения они не имеют. Такое anomальное повышение порядка ветвления в зарубежных источниках описано как «ведьмины метлы» (*witches' broom*) или «цветная капуста» (*cauliflower*; Bayly, Craig, 1962). Как правило, цветки развиваются с нарушениями и не дают

плодов. Сходные уродства описаны у мутантов *unifoliata* у гороха (Singer et al., 1999).

Строго говоря, наблюдаемые у перечисленных форм аномальные пазушные соцветия нельзя назвать настоящими метелками, поскольку этот тип предполагает, что оси всех порядков завершаются цветками (Endress, 2010). Более точно было бы говорить о многократно разветвленных кистях с

убывающим порядком ветвления (множественная сложная кисть или плейоботрий: Fedorov, Artyushenko, 1979), но термин «метелковидное соцветие» общепонятен и более удобен в использовании. Работ по детальному описанию морфологии таких аномалий среди доступной литературы нет, поэтому принадлежность к «метелковидным» соцветиям определяют скорее габитуально.

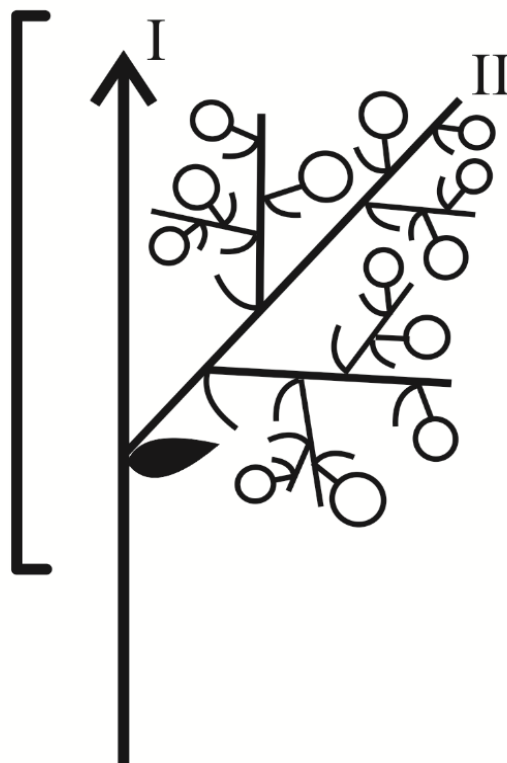


Рис. 5. Схема метелковидного пазушного соцветия (пояснения в тексте)
Fig. 5. Scheme of a panicle-like axillary inflorescence (see text for details)

Сериальные почки

Иногда в пазухе одного листа может формироваться несколько побегов. Такое явление обычно при фасциации (тогда пазушные побеги развиваются одновременно). В остальных случаях пазушные побеги имеют разный возраст и зачастую разное строение. Так, у донника типична ситуация, когда в пазухе одного и того же листа на главном побеге развивается сначала простая кисть, а затем – боковой побег (длинный паракладий).

Подобный характер ветвления связан с активностью так называемых *сериальных почек*. Они формируются в пазухе одного листа и имеют разный возраст. Аккуратное исследование анатомии такого комплекса

было выполнено М. А. Гуленковой (Gulenkova, 1974) для чины и некоторых других травянистых бобовых. Оказалось, что проводящая система побега II порядка (например, пазушной кисти) присоединяется к проводящей системе главного побега; проводящие элементы побега, развивающегося из сериальной почки в той же пазухе, соединяются с уже имеющимся пазушным побегом и т. д. Таким образом, структуры в пазухе одного листа имеют не только разный возраст, но и разный порядок.

Наследственная предрасположенность к развитию побегов из сериальных почек описана у люцерны посевной (соцветие «двуклесточник»: Dzyubenko, Dzyubenko, 1992). Собственные наблюдения за

люцерной хмелевидной (*Medicago truncatula*) показывают, что соцветия (головки) в пазухе одного листа отличаются и по числу цветков, и по темпам развития. Едва ли эта особенность может быть использована как хозяйственно ценная.

Возможный алгоритм описания синфлоресценций

Как справедливо отмечает Е. В. Власова (Vlasova, 2014: 128), «для характеристики образцов по типу ветвления требуется проведение многолетних наблюдений в контрастных погодных условиях». В самом деле, *максимальный* из возможных порядков ветвления достижим не всегда. У некоторых культур особенности ветвления сильно зависят от условий выращивания, могут варьировать от сезона к сезону, а потому идентификация типа соцветия может затянуться на годы. Поэтому целесообразнее при составлении общепонятного описания соцветия (а точнее – синфлоресценции) ориентироваться на *минимальный порядок* побегов, на котором формируются цветки. Так можно выделить ФЕ (у культивируемых Бобовых это, как правило, несложно). Использование понятия ФЕ позволяет получить характеристику, воспроизводимую при любых условиях выращивания, которые в принципе позволяют перейти к цветению. Именно на основании этого принципа были описаны три основных типа синфлоресценций, охарактеризованные выше.

Использование количественных признаков для классификации синфлоресценций сопряжено с риском получения плохо воспроизводимых результатов. Описание количественных особенностей возможно в качестве дополнительной характеристики (например, вида *ФЕ – двойная кисть из одноцветковых (3-5-цветковых и т.д.) кистей*), но едва ли пригодно в качестве основного категоризирующего признака.

Заключение

Таким образом, возможный алгоритм описания синфлоресценции может иметь следующий вид.

1. Установление главного побега. В большинстве случаев это не составляет затруднения. Чтобы избежать путаницы, имеет смысл именно главный побег, развивающийся из почки зародыша, считать побегом I порядка независимо от того, есть ли непосредственно на нем цветки. У многолетних растений побегом I порядка удобно считать побег, образующийся из почки возобновления.

2. Определение флоральной единицы. Для этого удобно вычислить, какой порядок имеют цветки по отношению к главному побегу. Так, у гороха, например, цветки имеют III порядок; ФЕ – двойная кисть.

Все остальные характеристики могут быть дополнительными.

3. Описание характера кроющих листьев в пределах ФЕ. Это может иметь значение при сравнении мутантов с исходными сортами. Так, у гороха в норме пазушные кисти (оси II порядка) не имеют никаких листовидных органов, а у некоторых мутантов появляются прицветники.

4. Описание дополнительных особенностей (фасциация, нарушения развития цветков и др.).

5. Изучение количественной изменчивости: длина осей, число цветков, реальная продуктивность синфлоресценции по сравнению с потенциальной, наивысший порядок ветвления и т.д.

При публикации описаний синфлоресценций чрезвычайно наглядными могут быть осевые схемы, подобные тем, что приведены в качестве иллюстраций к настоящей работе. Такие схемы существенно информативнее фотографических изображений.

Надеемся, что предлагаемые для описания синфлоресценций приемы окажутся удобными в работе, послужат целям унификации терминологии и в конечном итоге – интеграции знаний между различными областями науки о растениях.

Благодарности

Автор выражает сердечную благодарность к.б.н. Баранову М. П. за рецензирование рукописи и ценные замечания.

References/Литература

- Bayly I. L., Craig I. L. A morphological study of the X-ray induced cauliflower-head and single-leaf mutation in *Medicago sativa* L. // Can. J. Genet. Cytol., 1962, vol. 4, pp. 386–397.
- Dzyubenko N. I., Dzyubenko E. A. Polymorphism of alfalfa populations in inflorescence structures // Nauchno-tekhnicheskii byulleten' VIR, 1992, vol. 128, pp. 71–75 [in Russian] (Дзюбенко Н. И., Дзюбенко Е. А. Полиморфизм популяций люцерны по строению соцветий // Научн.-техн. бюлл.: ВИР, 1992. Т. 128. С. 71–75).
- Endress P. K. Disentangling confusions in inflorescence morphology: Patterns and diversity of reproductive shoot ramification in angiosperms // J. Syst. Evol., 2010, vol. 48, pp. 225–239.
- Fedorov Al. A., Artyushenko Z. T. Atlas of descriptive morphology of higher plants. Inflorescence. Leningrad: Nauka, 1979. 296 p. [in Russian] (Федоров Ал. А., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. Л.: Наука, 1979. 296 с).
- Gulenkova M. A. Serial buds in some legumes // Biologicheskie nauki, 1974, vol. 12, pp. 55–58 [in Russian] (Гуленкова М. А. Сериальные почки у некоторых бобовых // Научн. докл. высш. школы. Биол. науки. 1974. № 12. С. 55–58).
- Harlan J. R. Crops and Man. 2nd ed. American Society of Agronomy, 1992. 284 p.
- Hirsch A. M., Krupp R. S., Lin Y., Wang S. S., Yang W., Tucker S. C. Inflorescence and flower development in wild-type and *sid* mutant *Melilotus alba*, white sweetclover // Can. J. Bot., 2002, vol. 80, pp. 732–740.
- Kondykov I. V., Zotikov V. I., Zelenov A. N., Kondykova N. N., Uvarov V. N. Biology and breeding of determinate forms of pea. Orel: Kartush, 2006, 120 p. [in Russian] (Кондыков И. В., Зотиков В. И., Зеленов А. Н., Кондыкова Н. Н., Уваров В. Н. Биология и селекция детерминантных форм гороха. Орел: Картуш, 2006. 120 с.).
- Kuptsov N. S. Strategy and tactics of breeding of lupines // Izvestiya NAN Belarusi, 1997, no. 2, pp. 36–41 [in Russian] (Купцов Н. С. Стратегия и тактика селекции люпина // Изв. НАН Беларуси. 1997. № 2. С. 36–41).
- Kuznetzova T. V. On the complementary approaches in inflorescence morphology // Botanicheskii zhurnal, 1992, vol. 77, no. 12, pp. 7–24 [in Russian] (Кузнецова Т. В. О комплементарных подходах в морфологии соцветий // Ботан. журн. 1992. Т. 77, № 12. С. 7–24).
- Kuznetzova T.V., Pryakhina N. I., Yakovlev G. P. Inflorescences. Morphological classification. St. Petersburg: SPKhFA, 1992. 122 p. [in Russian] (Кузнецова Т. В., Пряхина Н. И., Яковлев Г. П. Соцветия. Морфологическая классификация. СПб.: Изд-во СПХФА, 1992. 122 с.).
- Kuznetzova T.V., Timonin A. C. Inflorescence: morphology, evolution, bearing on taxonomy (considered in the light of Bohr's principle of complementarity). Moscow: KMK Scientific Press, 2017. 183 p. [in Russian] (Кузнецова Т. В., Тимонин А. К. Соцветие: морфология, эволюция, таксономическое значение (применение комплементарных подходов). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2017. 183 с.).
- Lee I.-M., Bottner-Parker K. D., Zhao Y., Bertaccini A., Davis R. E. Differentiation and classification of phytoplasmas the pigeon pea witches'-broom group (16SrIX): an update based on multiple gene sequence analysis // Int. J. Syst. Evol. Microbiol., 2012, vol. 62, pp. 2279–2285.
- Mendel G. Versuche über Pflanzen-Hybriden // Verhandlungen des Naturforschenden Vereines in Brünn, 1866, bd. 4, s. 3–47.
- Saxena R. K., Obala J., Sinjushin A., Kumar C. V. S., Saxena K. B., Varshney R. K. Characterization and mapping of *Dt1* locus which co-segregates with *CcTFL1* for growth habit in pigeonpea // Theor. Appl. Genet., 2017, vol. 130, pp. 1773–1784.
- Singer S., Sollinger J., Maki S., Fishbach J., Short B., Reinke C., Fick J., Cox L., McCall A., Mullen H. Inflorescence architecture: a developmental genetics approach // Bot. Rev., 1999, vol. 65, pp. 385–410.
- Sinjushin A. On the role of genes *DETERMINATE*, *LATE FLOWERING* and *FASCIATA* in the morphogenesis of pea inflorescence // Ratar. Povrt., 2011, vol. 48, pp. 313–320.

- Sinjushin A. A.* *Finis coronat axem*: Terminal inflorescences in tribe Fabeae (Fabaceae: Faboideae) // *Wulfenia*, 2013, vol. 20, pp. 55–72.
- Sinjushin A. A.* Mutations of determinate growth and their application in legume breeding // *Legume Perspectives*, 2015, vol. 6, pp. 14–15.
- Sinjushin A. A.* Effects of stem fasciation on inflorescence and flower morphology in legumes // *Wulfenia*, 2016, vol. 23, pp. 127–134.
- Sinjushin A. A., Volovikov E. A., Ash O. A., Khartina G. A.* Mutation *determinate habit* has a semidominant mode of inheritance in pea // *Zernobobovye i krupyanye kul'tury*, 2016, no. 4, pp. 15–22 [in Russian] (*Синюшин А. А., Воловиков Е. А., Аш О. А., Хартина Г. А.* Мутация *determinate habit* у гороха является полудоминантной // *Зернобобовые и крупяные культуры*. 2016. № 4. С. 15–22).
- Troll W.* *Die Infloreszenzen*. Bd. 1. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1964. 615 s.
- Tucker S. C.* Pseudoracemes in papilionoid legumes: their nature, development, and variation // *Bot. J. Linn. Soc.*, 1987, vol. 95, pp. 181–206.
- Vinokur G. O., Larin B. A., Ozhegov S. I., Tomashevskii B. V., Ushakov D. N.* Russian definition dictionary in 4 vols. Moscow: OGIZ, 1935-1940 [in Russian] (*Винокур Г. О., Ларин Б. А., Ожегов С. И., Томашевский Б. В., Ушаков Д. Н.* Толковый словарь русского языка в 4 т. М.: Гос. ин-т «Сов. энцикл.»; ОГИЗ; Гос. изд-во иностр. и нац. слов., 1935–1940).
- Vlasova E. V.* Difficulties in terms characterizing different branching types in a blue lupine (*Lupinus angustifolius* L.) // *Proc. of IX Intl. Conf. on ecological morphology of plants dedicated to a memory of I. G. Serebryakov and T. I. Serebryakova (to a centenary of I. G. Serebryakov)*. Vol. 1. Moscow: MPGU, 2014, pp. 126–129 [in Russian] (*Власова Е. В.* Трудности в терминологии для характеристики различных типов ветвления у люпина узколистного (*Lupinus angustifolius* L.) // *Труды IX межд. конф. по экологической морфологии растений, посвященной памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых (к 100-летию со дня рождения И. Г. Серебрякова)*. Т. 1. М.: МПГУ, 2014. С. 126–129).
- Weberling F.* Structure and evolutionary tendencies of inflorescences in the Leguminosae // *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.*, 1989, vol. 29, pp. 35–58.
- Zelenov A. N.* Breeding of pea for high seed productivity: doctoral thesis. Bryansk, 2001. 60 p. [in Russian] (*Зеленов А. Н.* Селекция гороха на высокую урожайность семян: дисс. в виде научного доклада ... докт. с.-х. наук. Брянск, 2001. 60 с.).