

Вестник МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 4 — 1965

УДК 633.379 : 581.84

Л. И. ЛОТОВА

АНАТОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ СТЕБЛЕЙ КОРМОВЫХ БОБОВ В СВЯЗИ С ИХ УСТОЙЧИВОСТЬЮ ПРОТИВ ПОЛЕГАНИЯ

Кормовые бобы (*Vicia faba* L.) издавна возделывали в различных районах Советского Союза, но они занимали довольно скромное место среди других сельскохозяйственных растений. Большое внимание, которое уделяется в настоящее время этой культуре в нашей стране и за рубежом, объясняется необходимостью расширения производства белковых кормов, без которых невозможно успешное развитие животноводства.

Способность давать большие урожаи зеленой массы и семян с высоким содержанием белка при одновременном повышении почвенного плодородия определяют важное значение бобов в сельскохозяйственном производстве.

Кормовые бобы характеризуются прямостоячим слабоветвистым в основании стеблем, более устойчивым против полегания, чем стебли других зернобобовых растений. Однако далеко не все сорта бобов одинаково устойчивы против полегания.

Опыт возделывания бобов показал, что механическая прочность стебля, его высота, степень ветвистости зависят не только от условий освещения, влажности почвы, густоты травостоя [1—4], но также и от сортовых особенностей.

Одним из существенных признаков отбора при создании новых сортов является прочность анатомических элементов стебля на изгиб, которая определяет устойчивость бобов против полегания.

В настоящей работе приведены результаты исследования особенностей анатомического строения стеблей кормовых бобов, определяющих наибольшую способность растения оставаться в вертикальном положении при различных неблагоприятных условиях, вызывающих излом отдельных стеблей или полегание всего травостоя.

Для анатомического исследования были взяты три сорта кормовых бобов, которые по данным опытов, проведенных в Научно-исследовательском институте сельского хозяйства центральных районов нечерноземной зоны, оказались наиболее перспективными для средней полосы СССР, но обнаружили различную устойчивость стеблей против полегания.

Сорт «Аскотт» выведен во Франции. Семена серовато-бурые, вес 1000 семян в среднем составляет 500 г. Этот сорт отличается сравнительно быстрым ростом в первых фазах развития; высота взрослого растения достигает 150—200 см. Прикрепление первого боба высокое (40—60 см). Сорт средний по скороспелости, дает высокие урожаи зерна и вегетативной массы. В сортоиспытании в Немчиновке, под Москвой, он дал урожай 389 ц с гектара зеленой массы и 38,3 ц семян, заняв первое место среди других сортов. Аскотт сравнительно устойчив против аскохитоза и вирусной мозаики, слабо поражается коричневой (шоколадной) пятнистостью, средне устойчив против ржавчины. Он характеризуется слабой устойчивостью против полегания.

Сорт «Кузьминский» выведен Хмельницкой опытной станцией Украинской ССР. Семена фиолетово-черные, сравнительно мелкие, вес 1000 семян в среднем составляет 350 г. Этот сорт среднеранний, дает дружные выровненные всходы, рост сравнительно быстрый; высота растения 150—180 см. Урожайность вегетативной массы и зерна, имеющих высокое содержание протеина, выше средней. По сравнению с другими сортами он наиболее устойчив против аскохитоза, коричневой пятнистости и вирусной мозаики, а также против полегания.

Сорт «Аккерперле» немецкой селекции (ФРГ). Семена серо-бурые, вес 1000 семян составляет 400—450 г. Аккерперле характеризуется обильным плодообразованием. В связи с продолжительным периодом цветения созревание семян затягивается. Аккерперле — один из лучших сортов по урожаю зеленой массы и семян. В 1961 и 1962 гг. его выращивали в ряде колхозов и совхозов центральных районов нечерноземной зоны и он дал хорошие результаты. Этот сорт сравнительно устойчив против аскохитоза, коричневой пятнистости и ржавчины, но сильно поражается вирусной мозаикой; среднеустойчив против полегания.

Материал собирали в сентябре 1962 г. на опытных делянках Научно-исследовательского института сельского хозяйства центральных районов нечерноземной зоны в Немчиновке, под Москвой.

Мы исследовали анатомическое строение междоузлий по всей высоте стебля. Поперечные и продольные срезы, сделанные от руки, через среднюю часть междоузлия обрабатывали флороглюцином с соляной кислотой, раствором йода в йодистом калии или хлорцинкйодом.

Известно, что механическая прочность тканей обусловлена не длиной составляющих ее клеток, а особенностями строения их оболочек, главным образом срединного слоя [5]. В связи с этим мы произвели многочисленные измерения толщины стенок различных гистологических элементов стебля и линейным способом [6] определили количество плотной массы некоторых тканей (под плотной массой следует понимать суммарную толщину стенок, пересекающих окулярную линейку определенной длины).

Измерения делали винтовым окулярным микрометром АМ-9-2М, визированным по объективному микрометру.

У всех исследованных растений первые плоды развивались на 8-м узле побега. Это дает основание предпологать, что нижние междоузлия к началу плодоношения находились примерно в одинаковых фазах развития, поэтому мы считаем, что для сравнения сортов достаточно привести данные, относящиеся к междоузлию, расположенному непосредственно под первыми плодами (8-е междоузлие стебля).

Поверхность, занятая различными тканями на схематических зарисовках поперечных срезов исследованных междоузлий, определена планиметром ПП-2К. На основании этих данных выведены процентные соотношения тканей стебля.

Сравнительная длина дуг пучкового и межпучкового камбиев на тех же зарисовках измерена курвиметром.

Стебель кормовых бобов с четырьмя выступающими ребрами, полый внутри. Под эпидермисом, имеющим типичное строение, располагается 1—2 ряда клеток хлорофиллоносной паренхимы (рис. 1, 2).

В ребрах вместо нее развивается тяж угловой колленхимы. Паренхима первичной коры незаметно переходит в паренхиму центрального цилиндра. На срезах, обработанных раствором йода в йодистом калии, эндодерма выделяется среди других клеток стебля вследствие обильного содержания запасного крахмала (см. рис. 1).

Открытые проводящие пучки разделены между собой сердцевинными лучами, состоящими из одревесневших паренхимных клеток табличчатой формы, расположенных радиальными рядами и образованных межпучковым камбием.

В нижних междоузлиях сердцевинные лучи узкие; стебель имеет почти сплошное строение. В средних и верхних междоузлиях проводящие пучки значительно удалены друг от друга вследствие расширения сердцевинных лучей. Вдоль ребер стебля проходят проводящие пучки листовых следов, сливающиеся с проводящей системой стебля в нижней части междоузлий.

Утолщение стебля осуществляется деятельностью пучкового и межпучкового камбиев. В отличие от С. П. Костычева, считавшего, что межпучковый камбий способен откладывать лишь паренхимные элементы сердцевинных лучей [7], Реш, детально исследовавший онтогенез стеблевой структуры кормовых бобов, указывает на возможность образования межпучковым камбием мелких дополнительных проводящих пучков, часто с редуцированными ксилемой и флоэмой, обычно лишенных механической обкладки [8]. Так как дифференциация дополнительных пучков происходит не одновременно по всему камбиальному кольцу, на поперечных срезах стебля всегда можно отметить пучки, находящиеся на разных стадиях развития.

Благодаря активной меристематической деятельности пучкового и межпучкового камбиев в стеблях кормовых бобов может возникнуть почти сплошной цилиндр одревесневших тканей.

Склеренхимные элементы дифференцируются из инициальных клеток флоэмы, поэтому механическую ткань, располагающуюся над крупными проводящими пучками, следует считать лубяной склеренхимой. Лишь над пучками листовых следов помимо лубяной склеренхимы возникает также перициклическая склеренхима, которая либо сливается с твердым лубом, либо остается над пучком в виде изолированного тяжа (см. рис. 2).

С внутренней стороны к проводящим пучкам примыкает паренхима сердцевины, центральная часть которой при развитии стебля разрушается, вследствие чего возникает крупная воздушная полость. Периферические клетки сердцевины отличаются от остальных более мелкими размерами и утолщенной и сильно одревесневшей оболочкой. Морфологически эти клетки соответствуют перимедуллярной зоне сердцевины.

Такое строение стебля имеют все рассмотренные сорта кормовых бобов. Различия между ними имеют количественный характер.

Механическая прочность органа обусловлена особенностями строения и расположения тканей и отдельных клеток, играющих в растении арматурную роль. К таким структурам в стеблях кормовых бобов следует отнести склеренхимные волокна и наиболее толстостенные элемен-

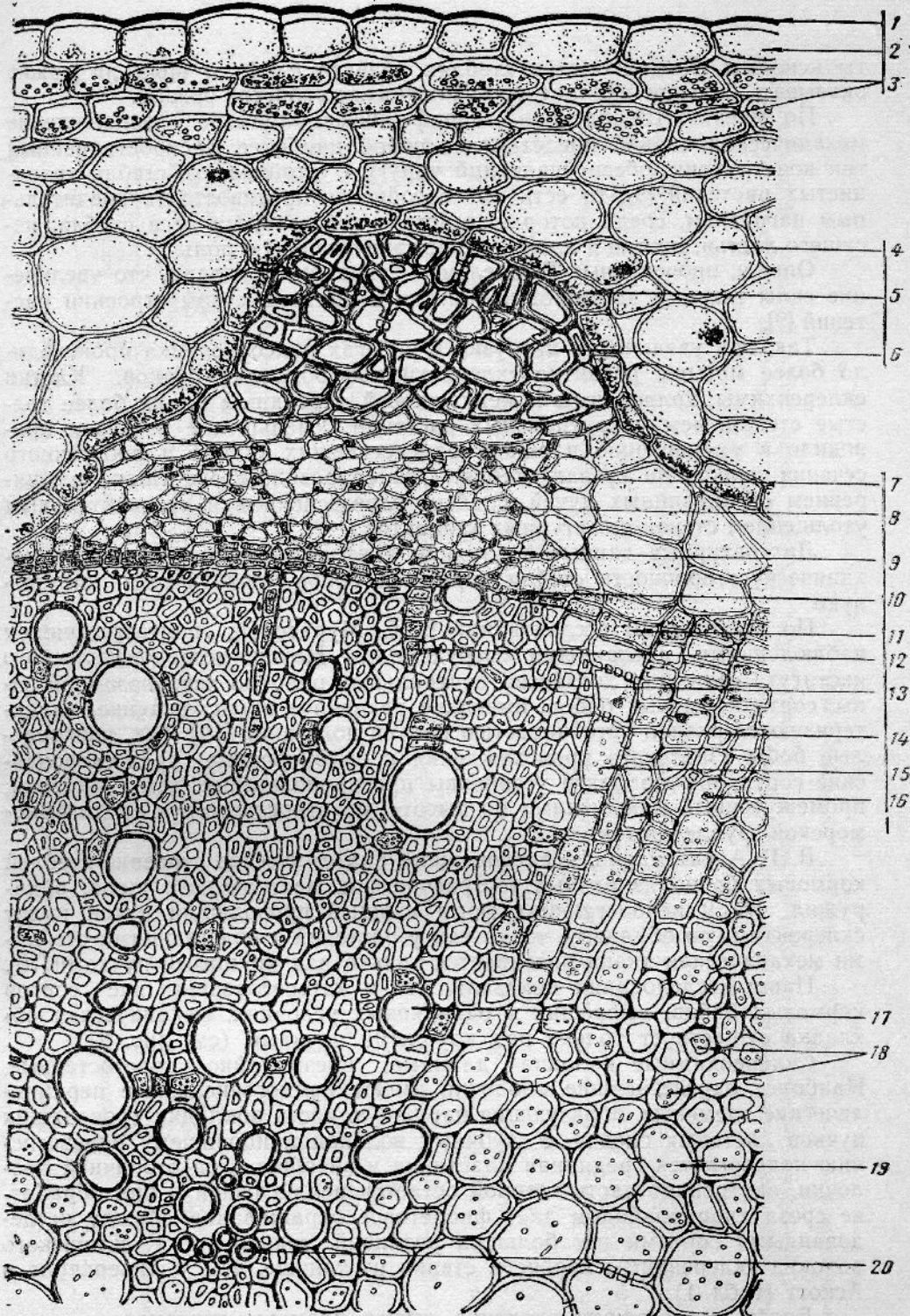


Рис. 1. Строение проводящего пучка стебля кормовых бобов: 1 — кутикула, 2 — эпидермис, 3 — хлорофиллоносная паренхима, 4 — запасающая паренхима, 5 — эндодерма, 6 — лубяные волокна, 7 — флоэма, 8 — ситовидная трубка, 9 — сопровождающая клетка, 10 — пучковый камбий, 11 — межпучковый камбий, 12 — вторичный сердцевинный луч, 13 — либриформ, 14 — древесинная паренхима, 15 — сердцевинный луч, 16 — ядро, 17 — сосуд, 18 — перимедуллярная зона сердцевины, 19 — сердцевина, 20 — первичная ксилема

ты ксилемы. Колленхима в стеблях развита слабо и вряд ли может оказывать большое влияние на механические свойства органа.

По мнению Швенденера, периферически-круговое расположение механических тканей представляет собой наиболее распространенный тип конструкции, обеспечивающий упругую устойчивость стебля травянистых растений [9], то есть их способность противостоять значительным нагрузкам, среди которых действие собственного веса стебля, несущего листья, цветки и плоды, играет значительную роль.

Опыты, проведенные Гиммелем и Тувэнном, показали, что увеличение силы тяжести вызывает изменения в анатомическом строении растений [9].

Так, при увеличении нагрузки в побегах подсолнечника происходило более мощное развитие склеренхимной обкладки пучков. Клетки склеренхимы, колленхимы и межпучковой паренхимы имели более толстые стенки, чем у контрольных растений. Уменьшение нагрузки приводило к уменьшению площади одревесневших тканей и поперечного сечения пучков на срезах стебля. Оно сопровождалось также расширением сердцевинных лучей, слабым одревеснением и незначительным утолщением стенок арматурных элементов.

Литературные данные о влиянии анатомического строения на механическую прочность стебля кормовых бобов практически отсутствуют.

По результатам исследований В. С. Муратовой, подтвержденным наблюдениями, сделанными сотрудниками Научно-исследовательского института сельского хозяйства центральных районов нечерноземной зоны, сорта кормовых бобов, имеющие различное происхождение, характеризуются разной устойчивостью против полегания [10]. Так, низкорослые бобы азиатского происхождения и высокорослые средневропейские сорта обычно более устойчивы против полегания, чем растения, промежуточные между ними по высоте, но относящиеся к средиземноморской группе сортов.

В. Г. Александров, исследовавший анатомическое строение стеблей кормовых бобов из разных географических мест земного шара, обнаружил, что у неполегающих форм каждый проводящий пучок имеет склеренхимную обкладку, тогда как у растений с полегающими стеблями механическая ткань развивается только над крупными пучками [10].

Наши исследования показали, что у интересовавших нас сортов кормовых бобов, выросших в одинаковых условиях, механическая обкладка существует только над крупными пучками (см. рис. 2).

Склеренхимные волокна длинные, чрезвычайно толстостенные. Наиболее одревесневшие оболочки имеют немногочисленные периферические элементы, образующие наружную часть обкладки проводящих пучков листовых следов. У лубяных волокон наибольшему одревеснению подвергается срединная пластинка и внешние слои вторичной оболочки, внутренняя часть которой остается целлюлозной и при обработке среза хлорцинкйодом дает фиолетовое окрашивание. Между исследованными сортами нет больших различий, только у Кузьминского волокна склеренхимы короче и стенки их тоньше, чем у Аккерперле и Аскотт (табл. 1).

Более существенное значение имеют размеры поверхности, занятой склеренхимой на поперечных срезах стебля по отношению к общей площади плотной части среза. У всех сортов эти размеры возрастают снизу вверх (табл. 2).

В верхних междоузлиях у сорта «Кузьминский», за некоторыми исключениями, отмечено наибольшее развитие склеренхимы. В нижней

Данные измерений гистологических элементов стеблей кормовых бобов (8-е междоузлие)*

Сорт	Статистические показатели	Склеренхима			Эпидермис		Паренхима сердцевинных лучей	Сердцевина		Ксилема		Плотная масса ксилемы, %
		длина волокон, мк	толщина стенок, мк	толщина наиболее одревесневшей стенки, мк	высота клеток, мк	толщина наружной стенки с кутинкулой, мк		толщина стенок, мк	толщина паренхимных клеток периэдулярной зоны, мк	толщина стенок внутренних паренхимных клеток, мк	толщина стенок либриформы, мк	
Кузьминский	n	50	75	50	10	10	20	30	30	30	30	15
	$M \pm m$	$2,6 \pm 0,1$	$5,6 \pm 0,2$	$2,4 \pm 0,1$	$9,0 \pm 0,3$	$1,4 \pm 0,1$	$1,4 \pm 0,1$	$3,4 \pm 0,1$	$1,2 \pm 0,1$	$2,7 \pm 0,1$	$1,7 \pm 0,1$	$35,8 \pm 1,7$
	t	3,5	3,1	1,5	1,9	2,0	0,0	2,9	2,5	8,2	4,7	1,8
Аккерперле	n	50	90	60	10	10	40	20	20	30	10	10
	$M \pm m$	$3,2 \pm 0,1$	$6,4 \pm 0,2$	$2,1 \pm 0,1$	$8,1 \pm 0,4$	$1,8 \pm 0,2$	$1,4 \pm 0,1$	$2,8 \pm 0,1$	$1,4 \pm 0,1$	$1,9 \pm 0,1$	$2,2 \pm 0,1$	$43,0 \pm 3,4$
	t	0,6	1,4	2,6	1,5	1,1	0,1	0,6	3,0	2,5	1,1	0,9
Аскотт	n	45	50	20	10	10	30	20	20	30	10	10
	$M \pm m$	$3,1 \pm 0,2$	$6,9 \pm 0,3$	$2,7 \pm 0,2$	$8,9 \pm 0,3$	$1,8 \pm 0,0$	$1,6 \pm 0,0$	$2,9 \pm 0,1$	$1,8 \pm 0,1$	$2,2 \pm 0,1$	$2,8 \pm 0,1$	$39,4 \pm 1,5$

* Буквенные обозначения статистических показателей заимствованы у Н. А. Плохинского [1]; n — число измерений, M — среднее арифметическое, m — вероятная ошибка среднего арифметического, t — достоверность различий между двумя средними арифметическими, определяемая по формуле $t = \frac{M_1 - M_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}}$. Различия достоверны, если $t > 3$.

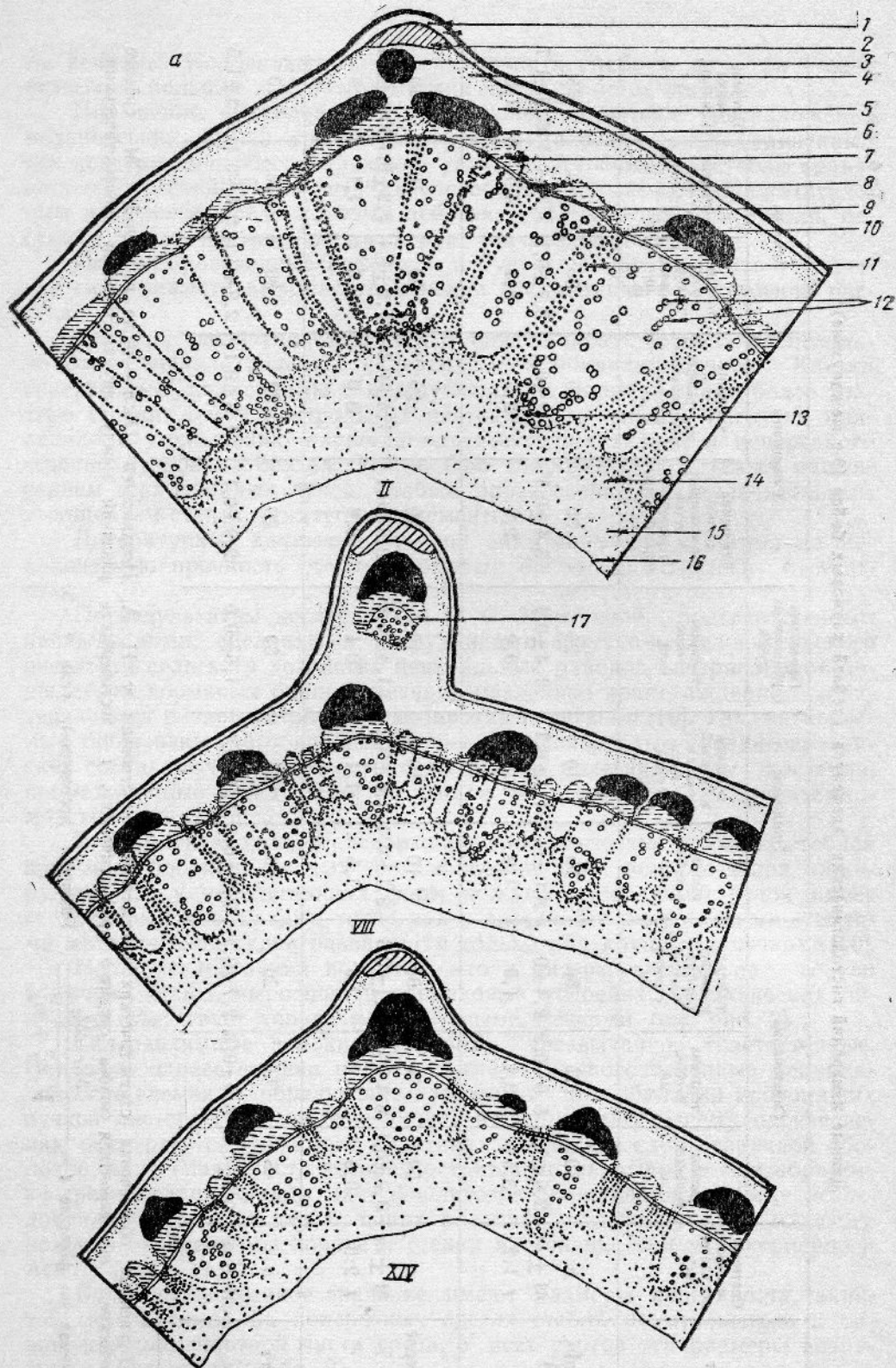
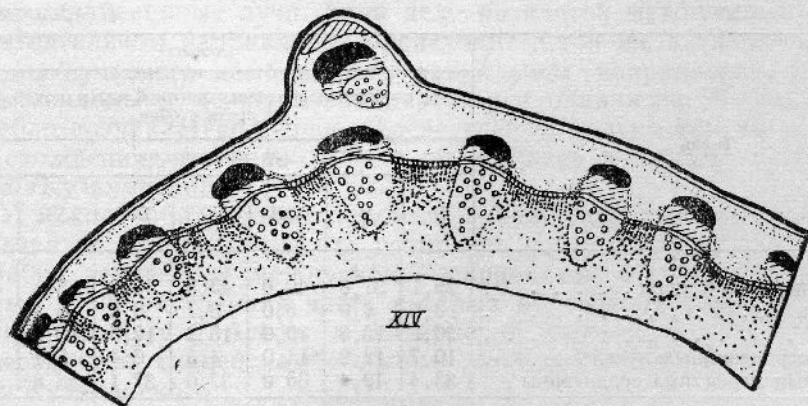
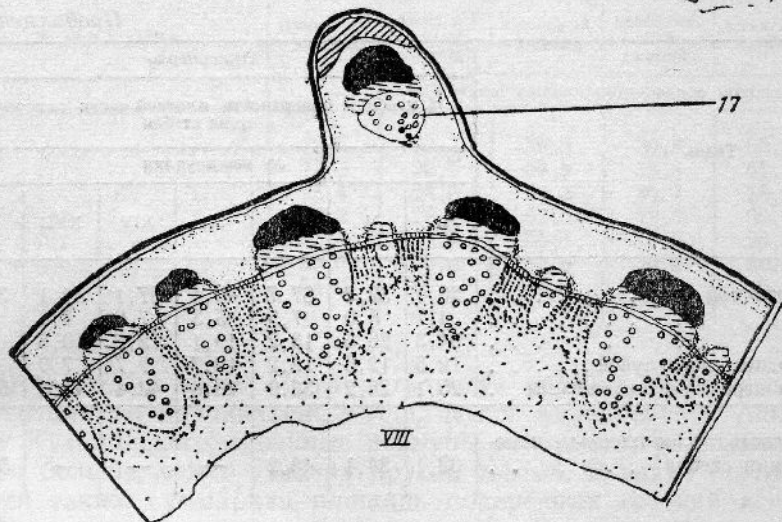
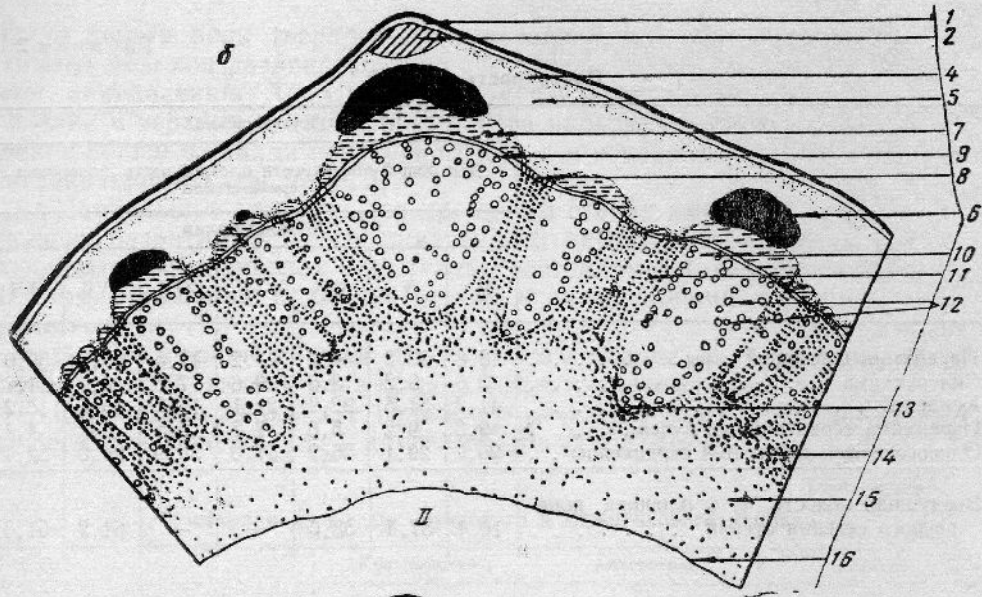


Рис. 2. Схема анатомического строения различных междоузлий доузлия примерно одинакова) у Кузьминского (а) Аскотта (б):
 4 — хлорофиллоносная паренхима; 5 — паренхима первичной коры, 9 — пучковый камбий, 10 — вторичная ксилема, 11 — сердцевинный лярная зона сердцевины, 15 — сердцевина, 16 — граница воздушной



стебля кормовых бобов на поперечных срезах (толщина 8-го меж-
 1 — эпидермис, 2 — колленхима, 3 — склеренхима перицикла,
 6 — лубяные волокна, 7 — флоэма, 8 — межпучковый камбий,
 луч, 12 — сосуды ксилемы, 13 — первичная ксилема, 14 — перимедул-
 лости, 17 — пучок листового следа

Таблица 2

Поверхность тканей

Ткань	Кузьминский						
	% к общей поверхности плотной части поперечного среза стебля						
	№ междоузлия						
	II	V	VIII	XI	XIV	XVII	XX
Паренхима первичной коры	28,8	30,2	44,3	44,2	41,5	53,8	50,0
Склеренхима	2,6	5,2	8,2	9,6	7,5	10,2	11,7
Ксилема	41,2	31,5	22,9	21,1	15,1	11,5	13,2
Паренхима сердцевинных лучей	9,3	9,2	5,6	7,7	7,5	6,4	4,4
Одревесневшая паренхима сердцевины	20,7	29,1	26,2	27,0	35,9	28,3	32,4
Воздушная полость, % к площади поперечного сечения стебля	10,4	37,4	38,0	—	—	61,2	61,0

Продолжение

Ткань	Аккерперле						
	% к общей поверхности плотной части поперечного среза стебля						
	№ междоузлия						
	II	V	VIII	XI	XIV	XVII	XX
Паренхима первичной коры	28,1	32,8	37,7	40,4	37,1	41,1	34,4
Склеренхима	4,7	5,0	7,5	5,3	7,6	7,3	3,4
Ксилема	34,3	26,5	13,2	19,1	12,8	10,6	5,2
Паренхима сердцевинных лучей	12,5	12,5	13,2	10,7	7,7	7,0	3,5
Одревесневшая паренхима сердцевины	25,1	28,2	35,9	28,8	42,4	41,3	56,9
Воздушная полость, % к площади поперечного сечения стебля	32,1	34,1	43,2	—	—	—	59,4

Продолжение

Ткань	Лекотт						
	% к общей поверхности плотной части поперечного среза стебля						
	№ междоузлия						
	II	V	VIII	XI	XIV	XVII	XX
Паренхима первичной коры	29,1	31,8	40,0	43,5	43,2	35,8	46,1
Склеренхима	3,5	6,0	6,0	8,7	9,6	6,4	8,8
Ксилема	26,2	13,6	10,0	15,2	12,5	10,2	8,8
Паренхима сердцевинных лучей	10,7	12,2	14,0	4,3	6,4	5,1	2,9
Одревесневшая паренхима сердцевины	33,4	42,4	36,0	37,0	37,1	48,8	42,2
Воздушная полость, % к площади поперечного сечения стебля	22,0	32,7	48,8	—	—	66,6	66,6

части побега роль твердого луба невелика, так как группы склеренхимных волокон раздвигаются за счет разрастания тканей в тангентальном направлении. Абсолютные размеры поверхности склеренхимы в нижних и верхних междуузлиях побега варьируют мало, но по отношению к общей площади поперечного среза в основании стебля они заметно сокращаются (см. табл. 2).

Наибольшее значение для прочности стебля имеет, на наш взгляд, степень развития одревесневших тканей камбиального происхождения: ксилемы и межпучковой паренхимы, составляющей сердцевинные лучи. В этом отношении различия между исследованными сортами хорошо заметны.

В образовании общего камбиального кольца в стеблях кормовых бобов преобладающая роль принадлежит пучковому камбию.

Суммарная длина дуг пучкового камбия у сорта «Кузьминский» значительно больше, чем у других сортов (табл. 3).

Таблица 3
Суммарная длина дуг пучкового и межпучкового камбия

№ междуузлия	Кузьминский		Аккерперле		Аскотт	
	пучковый камбий	межпучковый камбий	пучковый камбий	межпучковый камбий	пучковый камбий	межпучковый камбий
% к общей длине камбиального кольца						
II	76,6	23,3	69,2	30,8	65,5	34,6
V	73,3	26,7	69,2	30,8	61,1	38,9
VIII	75,4	24,6	64,3	35,7	56,5	43,5
XI	70,8	29,2	62,0	38,0	52,0	48,0
XIV	66,6	33,7	60,0	40,0	56,0	44,0
XVII	50,0	50,0	50,0	50,0	50,9	49,1
XX	54,0	46,0	47,0	53,0	40,0	60,0

У растений этого сорта активность деления пучкового камбия в тангентальном направлении выше, чем у Аккерперле и Аскотт, поэтому у Кузьминского линейные размеры ксилемы в радиальном направлении больше, чем в стеблях других сортов. В связи с этим увеличивается также суммарная площадь поперечных срезов ксилемы, особенно в нижней части побега (см. табл. 2). Свообразное строение имеют сердцевинные лучи. Если деление клеток межпучкового камбия в тангентальном направлении происходит с той же активностью, что и деление пучкового камбия, то в радиальном направлении протяженность ксилемы и межпучковой паренхимы одинакова. В связи с этим в стебле возникает сплошное одревесневшее кольцо тканей вторичного происхождения, особенно хорошо выраженное в нижних междуузлиях сорта «Кузьминский».

У Аскотт образование паренхимы межпучковым камбием отстает от развития ксилемы, так что возникает несоответствие в радиальных размерах ксилемы и межпучковой паренхимы, составляющей сердцевинные лучи, внутренняя часть которых образована паренхимой сердцевины; поэтому у Аскотт и Аккерперле внутренняя граница кольца одревесневших тканей камбиального происхождения более извилистая, чем у Кузьминского.

Что касается толщины стенок гистологических элементов ксилемы и межпучковой паренхимы, то значительных различий между сортами отметить не удается (см. табл. 1). Кузьминский имеет более толстостен-

ный либриформ, чем Аккерперле. Практически отсутствуют достоверные различия в толщине наружных стенок эпидермальных клеток и паренхимных элементов сердцевинны.

Выводы

1. Наибольшие различия между сортами, связанные с их устойчивостью против полегания, заключаются в интенсивности вторичного утолщения стебля, при котором главную роль играет пучковый камбий. Это приводит к увеличению поверхности поперечного сечения ксилемной части пучков.

2. Сердцевинные лучи, состоящие из сравнительно тонкостенных паренхимных элементов, как правило, отличаются слабой механической прочностью [5], поэтому наличие широких сердцевинных лучей должно отрицательно сказываться на устойчивости стебля против полегания.

3. Роль склеренхимных элементов в нижних междоузлиях побега, где происходит сильное утолщение, невелика. Однако в средней и особенно в верхней части побега, где постепенно уменьшается содержание ксилемы и других одревесневших тканей, возрастает значение лубяной склеренхимы как арматурной ткани. В этом отношении наиболее благоприятное сочетание структурных особенностей имеет сорт «Кузьминский», у которого даже в верхних междоузлиях стебля суммарная поверхность, занятая склеренхимой и одревесневшими тканями камбиального происхождения, значительно больше, чем у Аккерперле и Аскотт.

За ценные замечания, сделанные в процессе работы, и предоставление материала для исследования автор выражает искреннюю признательность доктору сельскохозяйственных наук В. С. Федотову.

ЛИТЕРАТУРА

1. Жуковский П. М. Культурные растения и их сородичи. «Советская наука», М., 1950.
2. Кормовые бобы (сборник статей). Сельхозгиз, М., 1962.
3. Кормовые бобы за рубежом (сборник переводов) Под ред. Н. А. Майсурына. Сельхозгиз, М., 1962.
4. Ржанова Е. И., Ахундова В. А., Солонина Е. А., Сернокрылова Л. С. Влияние продолжительности освещения и качества света на органогенез бобов. Сб. «Морфогенез растений», т. I. Изд-во МГУ, 1961.
5. Москалева В. Е. Строение и физико-механические свойства древесины. Изд-во АН СССР, М., 1957.
6. Яценко-Хмелевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины. Изд-во АН СССР, М., 1954.
7. Костычев С. П. Строение и утолщение двудольных. Приложение к журналу Русского ботанического общества, 5, 1920.
8. Resch A. Über Leptombündel und isolierte Siebröhren sowie deren Korrelationen zu den übrigen Leitungsbahnen in der Sprossachse. *Planta*, 52, Nr. 5, 1958.
9. Раздорский В. Ф. Архитектоника растений. «Советская наука», М., 1955.
10. Муратова В. С. Бобы (*Vicia faba* L.). Сельхозгиз, М., 1931.
11. Плохинский Н. А. Биометрия. Изд-во Сибирского отделения АН СССР, Новосибирск, 1961.

Поступила в редакцию
21. 5 1964 г.

Кафедра
высших растений