

Л. И. ЛОТОВА и В. С. ФЕДОТОВ

НАСЛЕДОВАНИЕ ГИБРИДНЫМИ ФОРМАМИ КОРМОВЫХ БОБОВ ОСОБЕННОСТЕЙ АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ ПЕРИКАРПИЯ, ПРЕПЯТСТВУЮЩИХ РАСТРЕСКИВАНИЮ ПЛОДОВ

Легкое вскрывание створок плодов, сопровождающееся осыпанием семян, представляет собой один из существенных недостатков большинства сортов кормовых бобов.

Склонность к растрескиванию плодов обусловлена структурными особенностями перикарпия, среди которых наибольшее значение имеют степень развития пергаментного слоя, состоящего из одревесневших толстостенных клеток, наличие склеренхимных тяжей в области брюшного шва и средней жилки плодолистика и узкой полосы паренхимной ткани, разделяющей эти тяжи. Вскрывание плода объясняют неравномерным высыханием механических тканей и эпидермиса, сопровождающимся уменьшением их объема. Разрыв происходит по паренхимной ткани, находящейся между створками боба (Guttenberg, 1926; Александров, 1935; Александров и Александрова, 1935; Zimmermann, 1936, 1937; Sengbusch, 1937; Атабекова, 1958). У невскрывающихся плодов створки не разделены паренхимой, так как в области средней жилки склеренхимные тяжи прочно срастаются между собой.

Строение стенок боба представляет собой признак, характеризующий целые группы сортов, имеющих различное географическое происхождение. Бобы среднеевропейской группы, как правило, имеют растрескивающиеся плоды с вздутыми створками и хорошо развитым пергаментным слоем. В группе средиземноморских и азиатских сортов плоды обычно не растрескиваются, створки их уплощены, пергаментный слой отсутствует или плохо развит (Муратова, 1931).

Сорта бобов с невскрывающимися плодами обычно низкорослы и малоурожайны. Высокорослые сорта, дающие хорошие урожаи зеленой массы и семян, имеют растрескивающиеся плоды.

В Научно-исследовательском институте сельского хозяйства центральных районов нечерноземной зоны в 1962 г. высокорослый сорт кормовых бобов Фюльберг Дунсенер с растрескивающимися плодами был скрещен с низкорослым крупнозерным сортом Русские черные; скрещивание осуществлено с целью выведения высокорослых бобов с нерастрескивающимися плодами.

Насколько нам известно, в доступной литературе нет сведений об анатомическом исследовании перикарпия кормовых бобов с генетической точки зрения. Предлагаемая работа представляет собой попытку освещения вопроса о наследовании признаков анатомического строения околоплодника, лежащих в основе устойчивости бобов против осыпания семян при созревании. Было проведено сравнительно-анатомическое изучение перикарпия плодов в первом и втором поколениях гибридов и их родительских форм, выращенных в одинаковых условиях.

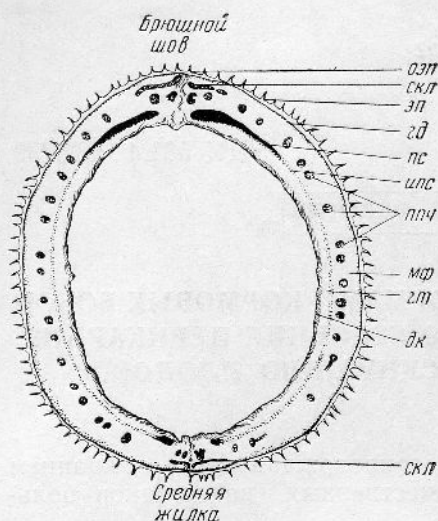


Рис. 1. Схема строения перикарпия у растений первого поколения гибридов кормовых бобов:

оэп — одревесневшие клетки эпидермиса, *скл* — склеренхима, *эп* — эпидермис, *гд* — гиподерма, *пс* — пергаментный слой, *ипс* — инициальные клетки пергаментного слоя, *ппч* — проводящие пучки, *мф* — мезофилл, *гт* — губчатая ткань, *дж* — деформированные клетки

Особенности анатомического строения перикарпия у сортов Русские черные и Фюльберг Дунсенер опубликованы (Федотов и Лотова, 1967). Сорт Фюльберг Дунсенер характеризуется мощным развитием пергаментного слоя, хорошо развитой губчатой тканью, выстилающей внутри завязь и сохраняющейся в зрелых плодах. Кнаружи от пергаментного слоя расположен мезофилл плодолистика, состоящий из нескольких слоев паренхимных клеток, примыкающих к эпидермису. В области брюшного шва и средней жилки с каждой стороны от паренхимной полосы, разделяющей створки плода, вдоль нее проходят тяжи склеренхимной ткани, состоящей из чрезвычайно длинных толстостенных волокон. Несколько клеток эпидермиса в местах соединения створок лигнифицированы. Такое строение околоплодника типично для растрескивающихся плодов кормовых бобов.

В отличие от Фюльберг Дунсенер у Русских черных бобов под эпидермисом развита гиподерма из паренхимных клеток с толстыми целлюлозными стенками, плотно соединенными между собой. Структурные особенности пергаментного слоя хорошо выражены лишь в области брюшного шва и слабее — вдоль средней жилки плода. На остальном протяжении пергаментный слой прерывистый. Склеренхимные обкладки проводящих пучков, образующих среднюю жилку, срстаются в один общий тяж. Перечисленные особенности перикарпия характерны для не вскрывающихся плодов (Федотов и Лотова, 1967).

Изучение строения околоплодника гибридов первого поколения показало, что некоторые признаки оказываются доминирующими, другие — обнаруживают промежуточный характер наследования.

Схема строения околоплодника у гибридных форм представлена на рис. 1.

Как и у Фюльберг Дунсенер, створки плодов гибридов в области средней жилки разделены паренхимной тканью, облегчающей вскрывание боба. Пергаментный слой развит слабо, как у Русских черных бобов. Одревесневшие толстостенные клетки пергаментного слоя, расположенные в несколько рядов, наблюдаются лишь в области брюшного

шва и в меньшей степени — вдоль средней жилки. На остальном протяжении пергаментный слой прерывистый, так как небольшие группы одревесневших клеток разделены участками тонкостенных недифференцированных инициальных клеток. Однако общая ширина пергаментного слоя у гибридов немного больше, чем у Русских черных бобов. Толщина стенок элементов, слагающих пергаментный слой, у гибридного поколения сходна с толщиной их у Фюльберг Дунсенер (табл. 1) Цифровые данные приведены лишь для клеток, расположенных вдоль брюшного шва, где структурные особенности пергаментного слоя более отчетливые.

По толщине стенок склеренхимных волокон, а также по толщине эпидермиса и его наружных стенок между гибридными формами и Русскими черными бобами нет достоверных различий.

Гиподерма у гибридов первого поколения развита слабее, чем у Русских черных, и представлена более тонкостенными клетками (рис. 2) Местами она прерывается клетками мезофилла.

Доминирующими признаками в строении околоплодника гибридов следует считать слабое развитие пергаментного слоя, имеющего прерывистый характер, тонкостенность склеренхимных волокон, небольшую толщину клеток эпидермиса и их наружных стенок. По этим признакам гибридное поколение сходно с Русскими черными бобами. Значительная толщина стенок клеток пергаментного слоя и присутствие паренхимной разделительной полосы в области средней жилки плода, отмеченные у гибридов, унаследованы ими от Фюльберг Дунсенер. Строение гиподермы в перикарпии гибридных бобов можно рассматривать как пример промежуточного наследования.

Сочетание признаков анатомического строения околоплодника гибридов первого поколения позволяет предположить, что склонность их плодов к растрескиванию должна быть меньше, чем у Фюльберг Дунсенер, так как прерывистое развитие пергаментного слоя, тонкостенность механических элементов и наличие гиподермы должны препятствовать разъединению створок.

При исследовании 75 растений из второго поколения гибридов основное внимание уделено строению перикарпия в области средней жилки плодолистика, степени развития пергаментного слоя и структурным особенностям гиподермы.

Различное сочетание этих признаков, обнаруженное у второго поколения гибридов, позволяет установить 12 типов структуры околоплодника (рис. 3)

Наиболее благоприятное сочетание признаков имеют типы 1 и 2, строение которых сходно с Русскими черными бобами (табл. 2). Сплошной пергаментный слой и отсутствие паренхимной полосы вдоль средней жилки плода — признаки, свойственные Фюльберг Дунсенер, — отмечены нами в 12-м типе. Соотношение признаков, встречающихся в

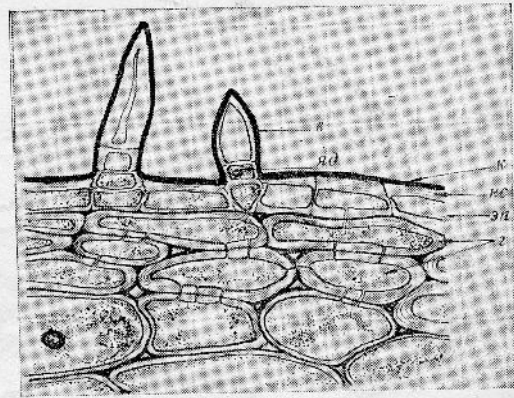


Рис. 2. Строение эпидермиса и гиподермы в перикарпии гибридов кормовых бобов: *в* — волоски, *яд* — ядро, *к* — кутикула, *нс* — наружная стенка клетки, *эп* — эпидермис, *г* — клетки гиподермы

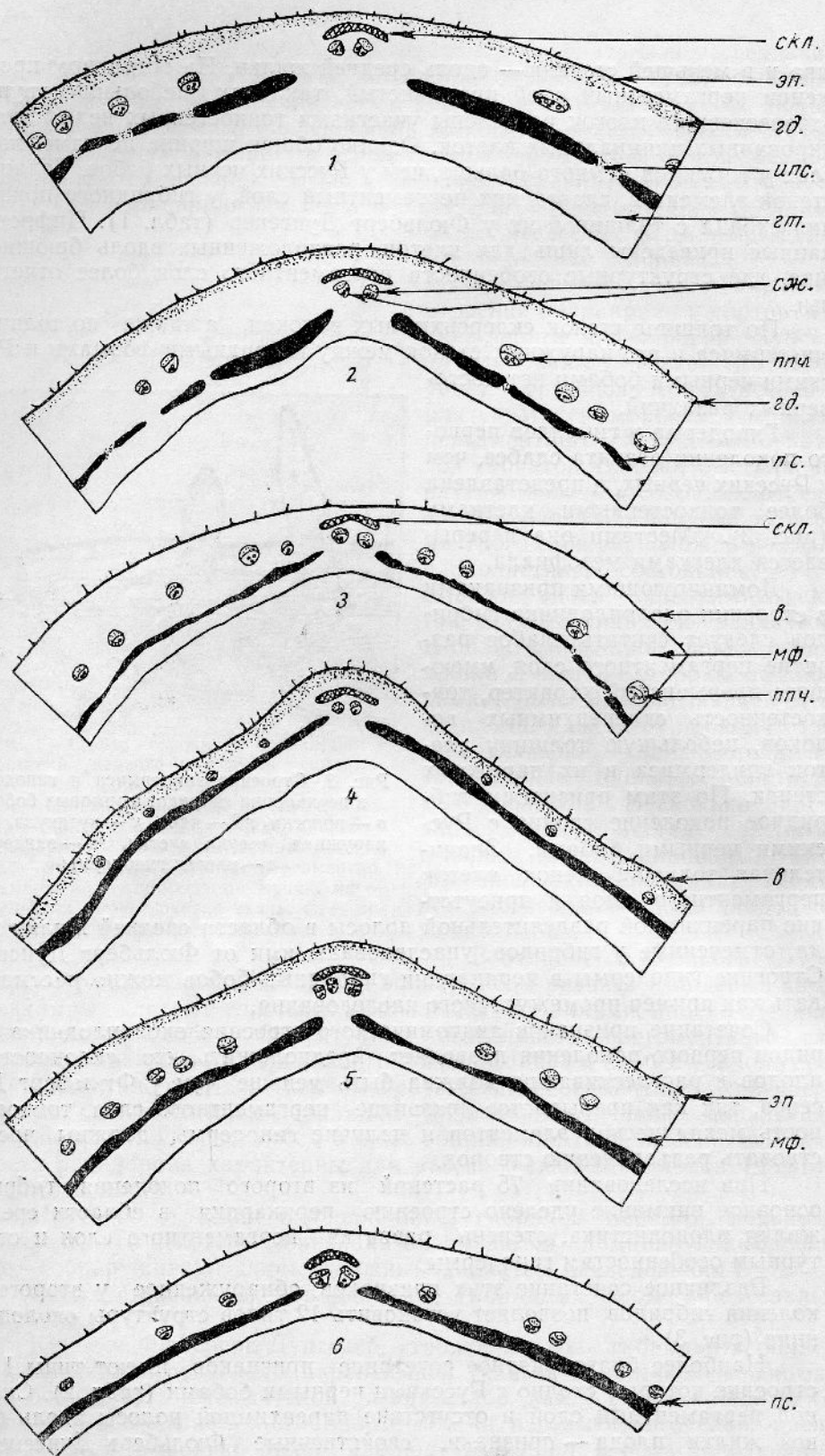
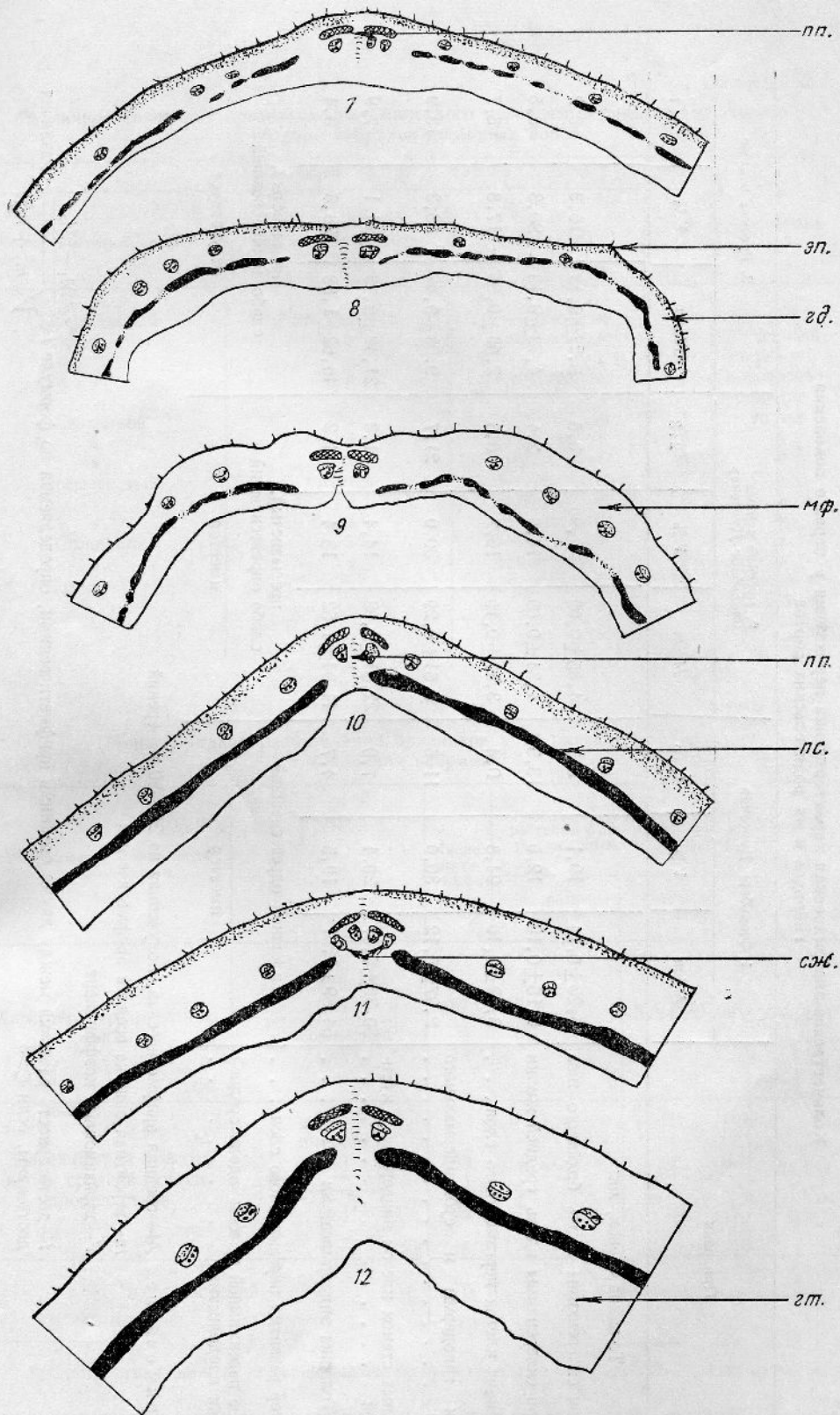


Рис. 3. Различные варианты строения околоплодника у гибридов второго поколения. На схемах показана средняя жилка плодолистика и прилегающая к ней область



скл — склеренхима, сж — средняя жилка, ппч — проводящий лучок, в — волоски, эп — эпидермис, гд — гиподерма, мф — мезофилл, пс — пергаментный слой, гт — губчатая ткань, ипс — инициальные клетки пергаментного слоя, пп — паренхимная полоса вдоль средней жилки плодolistика

Количественно-анатомическая характеристика перикарпия у первого поколения гибридов и их родительских сортов

Признаки	1. Фольберг Дунсенер			2. Русские черные × Фольберг Дунсенер			3. Русские черные		
	$M \pm m$	V %	$t_{1:2}$	$M \pm m$	V %	$t_{2:3}$	$M \pm m$	V %	$t_{3:1}$
Толщина стенок, мс:									
Волокно склерехимы вдоль брошного шва	$5,23 \pm 0,14$	19,1	2,7	$4,85 \pm 0,02$	2,90	3,5	$5,27 \pm 0,12$	16,3	0,2
Волокно склерехимы вдоль средней жилки	$6,15 \pm 0,10$	12,0	13,5	$4,34 \pm 0,09$	14,6	2,4	$4,73 \pm 0,13$	20,3	8,6
Внутренних клеток пергаментного слоя . . .	$3,22 \pm 0,10$	24,8	0,4	$3,27 \pm 0,10$	16,7	6,3	$2,53 \pm 0,06$	17,8	5,7
Клеток гиподермы и субэпидермального слоя	$2,97 \pm 0,12$	30,0	11,6	$6,61 \pm 0,29$	30,0	21,7	$9,08 \pm 0,42$	33,3	13,9
Наружных стенок клеток эпидермиса с кутикулой	$30,30 \pm 0,87$	20,4	7,0	$22,81 \pm 0,62$	14,4	1,3	$21,42 \pm 0,73$	24,1	7,9
Толщина эпидермиса, мк	$54,89 \pm 1,51$	19,5	4,7	$44,94 \pm 1,52$	18,4	1,2	$46,62 \pm 1,88$	28,6	3,4
Характер развития пергаментного слоя . . .	сплошной одревесневший			прерывистый, слабо одревесневший			прерывистый, слабо одревесневший		
Наличие паренхимной полосы вдоль средней жилки плодolistика	имеется			имеется			отсутствует		

Примечание. M —средняя арифметическая, полученная из 30—50 измерений.

m —вероятная ошибка средней арифметической.

V —вариационный коэффициент.

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 $t > 3$.

Различное сочетание признаков анатомического строения перикарпия у второго поколения гибридов кормовых бобов

Признаки			Тип	Примечание
пергаментный слой	паренхимная полоса вдоль средней жилки	гиподерма		
Прерывистый	отсутствует	2—3-слойная	1	сходны с Русскими черными, повообразование то же
»	»	однослойная	2	
»	»	отсутствует	3	
Сплошной	»	2—3-слойная	4	
»	»	однослойная	5	
»	»	отсутствует	6	
Прерывистый	имеется	2—3-слойная	7	
»	»	однослойная	8	
»	»	отсутствует	9	
Сплошной	»	2—3-слойная	10	
»	»	однослойная	11	
»	»	отсутствует	12	сходен с Фюльберг Дунсенер

Таблица 3

Моногибридное расщепление признаков у 75 растений второго поколения гибридов*

Учитываемые морфологические признаки		Число растений	Соотношение между числами растений с доминантными и рецессивными признаками		D/m
			теоретическое	эмпирическое	
Характер пергаментного слоя	сплошной (д.)	57	3 : 1	3,04 : 0,96	0,20
	прерывистый (р.)	18			
Паренхимная полоса вдоль средней жилки плодолистика	имеется (д.)	53	3 : 1	2,83 : 1,17	0,85
	отсутствует (р.)	22			
Всего растений		75			

* Стандартная ошибка t вычислялась по формуле $t = \pm \sqrt{\frac{q_1 q_2}{n}}$, где q_1 и q_2 —

члены теоретически ожидаемых отношений, n — число исследованных растений; D — разность между теоретическими и эмпирическими отношениями гибридов. Данные достоверны, если $D/m < 3$; (д.) — доминантный признак, (р.) — рецессивный признак.

типах 3—11, можно рассматривать как различные варианты анатомической структуры перикарпия, отличные от родительских форм.

Четкие различия между растениями обнаружены в строении плода в области средней жилки: у 53 из исследованных растений створки плода разделены паренхимной тканью, у 22 — отмечено срастание склеренхимных обкладок проводящих пучков. Паренхимная полоса отсутствует. Сплошной, хорошо развитый пергаментный слой обнаружен у 57 растений, у 18 — он имеет прерывистый характер. По этим признакам у гибридов второго поколения наблюдается моногибридное расщепление (табл. 3). Так как строение гиподермы у исследованных растений очень варьирует, нам не удалось выяснить характер расщепления по этому признаку

Фактор, определяющий наличие сплошного пергаментного слоя, мы обозначаем через *P*. Фактор *P* доминирует у сорта Фюльберг Дунсенер. В рецессивном состоянии этот фактор (*p*) представлен у Русских черных бобов, имеющих прерывистый пергаментный слой.

Фактор, определяющий наличие паренхимной полосы вдоль средней жилки плодолистика, мы обозначаем через *F*. В доминантном состоянии фактор *F* представлен в сорте Фюльберг Дунсенер, в рецессивном (*f*) — в сорте бобов Русские черные.

Дигибридное расщепление по этим факторам проходит по обычной менделевской схеме: 9 : 3 : 3 : 1, что показывает отсутствие сцепления между ними (табл. 4).

Таблица 4

Дигибридное расщепление во втором поколении гибридов, установленное для пергаментного слоя и характера соединения створок плода

Учитываемые морфологические признаки	Число растений	Соотношение между числами растений при дигибридном расщеплении		<i>D/m</i>
		теоретическое	эмпирическое	
Пергаментный слой сплошной, паренхимная полоса имеется (<i>PPFF</i> , <i>PpFf</i>)	39	9 : 7	8,32 : 7,53	0,74
Пергаментный слой сплошной, паренхимная полоса отсутствует (<i>PPff</i> , <i>Ppff</i>)	14	3 : 13	2,98 : 12,87	0,03
Пергаментный слой прерывистый, паренхимная полоса имеется (<i>ppFF</i> , <i>ppFf</i>)	14	3 : 13	2,98 : 12,87	0,03
Пергаментный слой прерывистый, паренхимная полоса отсутствует (<i>ppff</i>)	8	1 : 15	1,57 : 14,28	3,93
Всего растений	75			

Выводы

1. Легкое вскрывание плодов кормовых бобов обусловлено мощным развитием механических тканей, составляющих пергаментный слой и наружную обкладку проводящих пучков, проходящих вдоль брюшного шва и образующих среднюю жилку плодолистика, и наличием паренхимной полосы, разделяющей створки плода в области средней жилки. Вскрывание происходит в результате сокращения объема всех одревесневших элементов при их обезвоживании. Напряжение, возникающее при этом, настолько велико, что паренхимная ткань, находящаяся между створками, разрывается, створки боба при этом расходятся.

2. Прерывистость пергаментного слоя и присутствие гиподермы препятствуют растрескиванию плода.

3. В первом поколении гибридов доминирующее значение принадлежит следующим признакам: прерывистости пергаментного слоя, состоящего из толстостенных клеток, расположенных лишь в области брюшного шва, наличию паренхимной полосы, проходящей вдоль средней жилки плодолистика, небольшой толщине эпидермиса и наружных стенок его клеток. По строению гиподермы у гибридных форм установлен промежуточный характер наследования.

4. Изучение анатомического строения околоплодника во втором поколении гибридов позволило установить два наследственных фактора, обуславливающих развитие пергаментного слоя и паренхимной полосы в области средней жилки.

Фактор *P*, определяющий развитие сплошного пергаментного слоя; при *pp* — пергаментный слой прерывистый.

Фактор *F*, определяющий развитие паренхимной ткани, разделяющей створки плода вдоль средней жилки; при *ff* паренхимная полоса отсутствует, что способствует предохранению бобов от растрескивания и осыпания семян при их созревании.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Г. 1935. О строении плода бобовых. Бот. журн., 20, № 6, 684—694.
- Александров В. Г. и Александрова О. Г. 1935. Анатомия цветка, плода и семени горохов. Опыт сравнительно-анатомического изучения культурных растений. М.—Л., изд. ВАСХНИЛ.
- Атабекова А. И. 1958. О раскрытии бобов у рода *Lupinus* (Tournef) L. Бюлл. МОИП, отд. биол., 63, вып. 1, 89—98.
- Муратова В. С. 1931. Бобы (*Vicia faba* L.) М.—Л., Гос. изд-во сельскохоз. и колхоз.-кооп. лит-ры.
- Федотов В. С. и Лотова Л. И. 1967. О сортовых различиях в анатомическом строении перикарпия кормовых бобов в связи с их склонностью к растрескиванию. Вестн. Моск. ун-та, сер. биология и почвоведение, № 2, 54—60.
- Яковлев М. С. 1932. О растрескивании бобов рода *Trifolium* L. Бот. журн., 17, № 1, 100—119.
- Guttenberg H., von 1926. Die Bewegungsgewebe. In: Handbuch der Pflanzenanatomie von K. Linsbauer, Abt. 1, Teil 2, Bd. V Berlin.
- Sengbusch B. 1937. Züchterisch brauchbare Schnellbestimmungsmethoden zur Prüfung der Eigenschaft «Nichtplatzen» von Stamm 3535A (*Lupinus luteus*) Der Züchter, H. 10, 255—256.
- Zimmermann K. 1936. Züchtung von Lupinen mit nichtplatzenden Hülsen. Der Züchter, H. 9, 231—240.
- Zimmermann K. 1937. Die Züchtung von Lupinen mit nichtplatzenden Hülsen. Die Teileigenschaften der Hülsen, deren Modifizierbarkeit, ihre Verhältnisse zueinander und ihre Vererbarkeit. Der Züchter, H. 1, 3—13.

Поступила в редакцию
20. 4 1966 г

Кафедра высших растений и
Научно-исследовательский институт
сельского хозяйства центральных
районов нечерноземной зоны