



В. С. ФЕДОТОВ и Л. И. ЛОТОВА

О СОРТОВЫХ РАЗЛИЧИЯХ В АНАТОМИЧЕСКОМ СТРОЕНИИ ПЕРИКАРПИЯ КОРМОВЫХ БОБОВ

Растрескивание плодов, сопровождающееся осыпанием, а иногда и разбрасыванием семян, представляет одну из важнейших биологических особенностей дикорастущих бобовых растений, способствующих их расселению и расширению ареала. У большинства зернобобовых склонность плодов к растрескиванию сохраняется и в условиях культуры; она обусловлена особенностями анатомического строения околоплодника (перикарпия) бобов.

Изучение перикарпия у 100 видов семейства Leguminosae, в том числе у различных видов чины, люпина, клевера, фасоли, гороха (Яковлев, 1932; Александров, 1935; Александров и Александрова, 1935; Zimmermann, 1936; 1937; Атабекова, 1958; Пухальская, 1963), позволило установить 17 типов его структуры на основании следующих признаков: наличия или отсутствия пергаментного слоя, характера составляющих его элементов, расположения склеренхимной ткани, ориентации склеренхимных волокон по отношению к продольной оси плода, дифференциации клеток эпидермиса в удлиненные толстостенные элементы (Fahn, Zohary, 1955).

Разная реакция на высыхание клеток пергаментного слоя и окружающей паренхимы обуславливает легкое вскрывание плода и скручивание его створок. Наличие паренхимной полосы вдоль брюшного шва и средней жилки плодолостика, а также разнородность тканей в этих местах можно рассматривать как приспособления, облегчающие расхождение створок плодов.

О строении околоплодника кормовых бобов (*Vicia faba* L., syn. *Faba vulgaris* Moench.) литературные сведения скудны (Муратова, 1931, Пухальская, 1963). Способность к растрескиванию плодов у различных сортов бобов сильно варьирует. У растрескивающихся плодов этих растений всегда хорошо развит пергаментный слой, створки боба более или менее вздуты, во внутренней части околоплодника сильно развита губчатая ткань. Такое строение перикарпия характерно для всего рода *Vicia* L. (Муратова, 1931; Fahn, Zohary, 1955). У сортов с нерастрескивающимися плодами, выращиваемых главным образом для пищевых целей, семена и створки плода уплощены, губчатая ткань околоплодника развита слабо, пергаментный слой либо слабо развит,

либо отсутствует. Прочного срастания створок плода, как у некоторых сортов желтого люпина с невоскрывающимися бобами (Sengbusch, 1937), у кормовых бобов, как правило, не происходит.

Легкое разъединение створок плода, наблюдаемое у большинства сортов кормовых бобов, создает большие трудности при уборке урожая и часто вызывает значительные потери семян, особенно у растений с растянутым периодом цветения и плодоношения.

Поэтому одна из важнейших задач селекции кормовых бобов состоит в выведении сортов с нерастрескивающимися плодами, отвечающих также и другим хозяйственно-биологическим требованиям, предъявляемым к сортам бобов кормового значения. Для решения этой задачи необходимо изучить особенности анатомического строения околоплодника кормовых бобов, обуславливающие легкое расхождение створок, и выявить те из них, которые препятствуют вскрыванию плодов.

Изучение анатомического строения перикарпия проведено на трех сортах кормовых бобов, различающихся по хозяйственно-биологическим особенностям.

Аккерперле (Полевая жемчужина) — сорт немецкой селекции (ФРГ). С 1961 г. выращивается во многих областях СССР. Семена серо-бурые, вес 1000 семян 400—450 г. Цветение продолжительное, плодообразование обильное, плоды созревают довольно поздно. По урожайности зеленой массы превосходит многие сорта кормовых бобов. Сравнительно устойчив против грибных заболеваний, но сильно поражается вирусной мозаикой. Бобы растрескиваются.

Фюльберг Дунсенер — сорт немецкого происхождения. При испытаниях, проведенных в Научно-исследовательском институте сельского хозяйства центральных районов нечерноземной зоны, оказался одним из наиболее скороспелых в группе кормовых сортов. Семена крупнее, чем у Аккерперле, вес 1000 семян 600—800 г. Урожайность зеленой массы средняя и ниже средней. Этот сорт более восприимчив к грибным заболеваниям, чем Аккерперле. Бобы растрескиваются.

Русские черные — старый сорт народной селекции. Он характеризуется низким ростом, нерастрескивающимися плоскими бобами, крупными плоскими фиолетово-черными семенами; разводится для пищевых и кормовых целей. Вес 1000 семян 1100—1300 г.

Материал был собран в 1963 г. на опытных делянках Научно-исследовательского института сельского хозяйства центральных районов нечерноземной зоны в Немчиновке под Москвой.

Боб развивается из одного плодолистика, срастающегося краями так, что морфологически верхний эпидермис становится наружной покровной тканью боба (рис. 1).

Клетки эпидермиса вытянуты в тангентальном направлении и имеют сильно утолщенные внешние стенки, покрытые кутикулой. Некоторые эпидермальные клетки образуют 3—4-клеточные волоски, конечная клетка которых, по форме напоминающая язык пламени, терлет живое содержимое. Клетки, составляющие волосок, чрезвычайно толстостенны и покрыты кутикулой (рис. 2).

Основная часть околоплодника представлена мезофиллом плодолистика, состоящим из паренхимных клеток с крупными межклетниками. В клетках содержится крахмал.

У Русских черных бобов и Аккерперле клетки, расположенные под эпидермисом, отличаются от клеток мезофилла: они имеют очень толстые слоистые стенки, окрашивающиеся в фиолетовый цвет после обработки срезов хлор-цинк-йодом. Совокупность этих клеток образует гиподерму (рис. 2, А). У Русских черных бобов она состоит из 3—4 рядов клеток,

незаметно переходящих в тонкостенные клетки мезофилла. У Аккерперле гиподерма представлена только одним субэпидермальным слоем толстостенных клеток. В створках плодов Фюльберг Дунсенер гиподер-

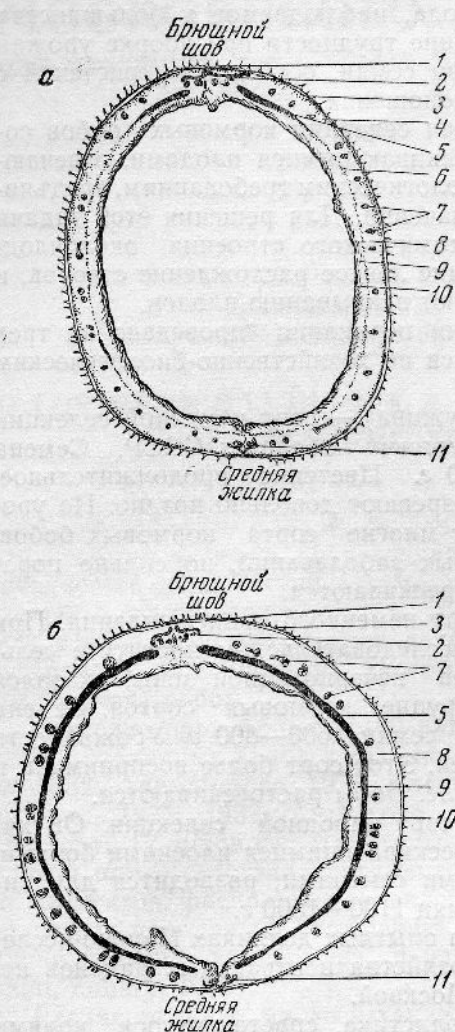


Рис. 1. Схематическое строение перикарпия кормовых бобов: а—Русские черные; б—Фюльберг Дунсенер; 1—одревесневшие клетки эпидермиса, 2—склеренхима вдоль брюшного шва, 3—эпидермис, 4—гиподерма, 5—пергаментный слой, 6—пищальные клетки пергаментного слоя, 7—проводящие пучки, 8—мезофилл, 9—губчатая ткань, 10—деформированные клетки губчатой ткани, 11—склеренхимная обкладка проводящих пучков средней жилки

толстостенные одревесневшие клетки, совокупность которых составляет пергаментный слой. Наружные клетки пергаментного слоя по размерам мало отличаются от внутренних, но имеют более толстые стенки (рис. 3).

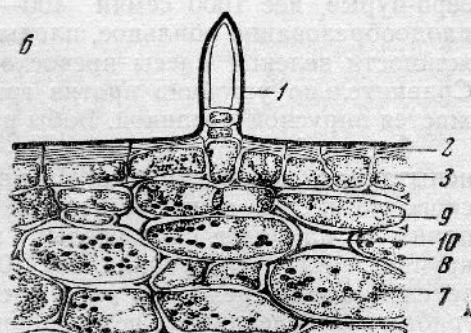
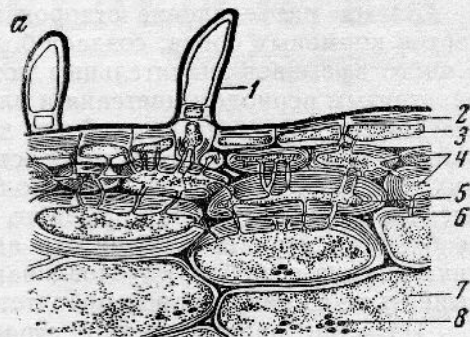


Рис. 2. Строение эпидермиса и субэпидермального слоя в створках плодов кормовых бобов: а—Русские черные, б—Фюльберг Дунсенер; 1—волоски, 2—наружные стенки эпидермальных клеток, 3—полость эпидермальной клетки, 4—клетки гиподермы, 5—слоистая оболочка клетки, 6—пора, 7—протоплазма, 8—крахмальные зерна, 9—субэпидермальный слой, 10—межклетник

ма отсутствует (рис. 2, Б), и наружный эпидермис граничит с мезофиллом, в котором на определенном расстоянии друг от друга вдоль стенки плода проходят многочисленные коллатеральные проводящие пучки, обычно лишённые механической обкладки.

Под мезофиллом у Аккерперле и Фюльберг Дунсенер расположены

Под пергаментным слоем располагается губчатая ткань, клетки которой впоследствии деформируются под давлением развивающихся семян. Эту ткань В. Г. Александров (1935) относит к системе внутреннего эпидермиса. По его мнению, инициальные клетки пергаментного

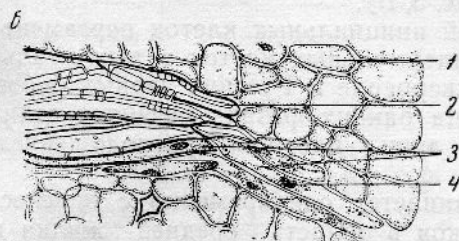
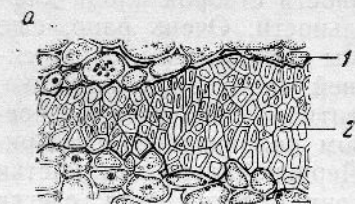


Рис. 3. Строение пергаментного слоя в плодах Фюльберг Дунсенер: *а* — поперечный срез, *б* — продольный срез; 1 — мезофилл, 2 — пергаментный слой, 3 — инициальные клетки пергаментного слоя, 4 — ядро

слоя дифференцируются за счет этой системы.

На поперечном срезе развивающегося плода Русских черных бобов пергаментный слой представлен, как и у Фюльберг Дунсенер и Аккерперле, сплошным кольцом инициальных клеток. Впоследствии сильное одревеснение и утолщение стенок происходит лишь в клетках, расположенных в области брюшного шва и средней жилки плодолистика. В самих створках процесс лигнификации затрагивает одиночные клетки или их небольшие группы, поэтому в зрелых плодах Русских черных бобов пергаментный слой выглядит прерывистым (см. рис. 1, А).

В области брюшного шва проходят проводящие пучки плода, которые вблизи плацент могут изгибаться, давая ответвления в семеножки. В связи с этим на поперечных срезах створок проводящие пучки часто бывают перерезаны косо. Между проводящими пучками вдоль брюшного шва проходит разъединительная полоса, состоящая из двух рядов тонкостенных паренхимных клеток. По бокам от паренхимной полосы, вдоль всего боба, снаружи от пучков, расположена склеренхимная ткань, состоящая из длинных толстостенных волокон. Строение плода

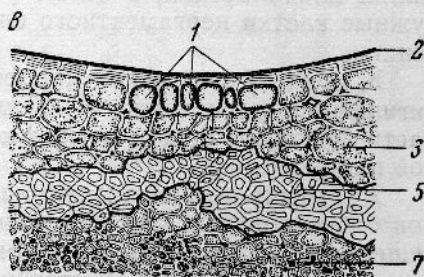
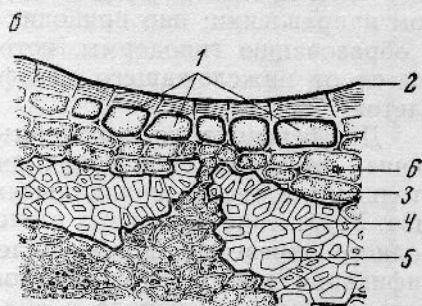
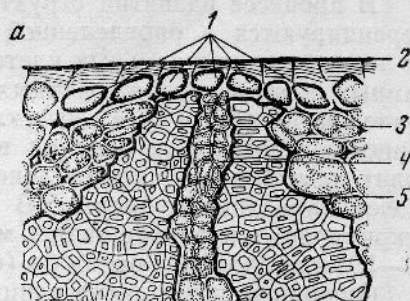


Рис. 4. Строение перикарпия в области брюшного шва и средней жилки: *а* — брюшной шов у бобов сорта Фюльберг Дунсенер; *б* — область средней жилки у бобов Фюльберг Дунсенер, *в* — область средней жилки у Русских черных бобов; 1 — одревесневшие клетки эпидермиса, 2 — кутикула, 3 — мезофилл, 4 — паренхимная полоса, 5 — склеренхима, 6 — ядро, 7 — флоэма

в области средней жилки мало отличается от описанного строения брюшного шва (рис. 4). У Русских черных бобов паренхимная полоса зарастает вследствие соединения склеренхимных групп в один общий тяж, покрывающий всю совокупность пучков средней жилки (рис. 4, В).

В процессе развития структурные особенности створок плода дифференцируются в определенной последовательности. Очень рано, еще до появления инициальных клеток склеренхимы и гиподермы, от паренхимных клеток, расположенных во внутренней части околоплодника, отчленяются образовательные клетки пергаментного слоя, которые претерпевают повторные деления в тангентальном направлении, что приводит к утолщению инициального кольца. Первоначально эти клетки имеют паренхимную форму. В дальнейшем они вытягиваются, слегка искривляясь и перекрещиваясь между собой, и располагаются под углом 30—50° к продольной оси боба (см. рис. 3, Б).

Одновременно с дифференциацией инициальных клеток пергаментного слоя происходит деление субэпидермальных клеток в тангентальном направлении; оно приводит у Аккерперле и Русских черных бобов к образованию гиподермы, которая на ранних фазах развития отличается от нижележащего мезофилла лишь плотным расположением клеток.

Дифференциация гиподермы начинается одновременно с одревеснением склеренхимной обкладки пучков в области средней жилки и утолщением стенок инициальных клеток склеренхимы вдоль брюшного шва. Утолщение клеточных стенок гиподермы заканчивается ко времени полного одревеснения всех склеренхимных элементов и к началу лигнификации клеток пергаментного слоя. Одревеснение пергаментного слоя происходит сначала в области брюшного шва и вдоль средней жилки плодолистика, а затем распространяется на створки боба. Наружные клетки пергаментного слоя древеснеют сильнее и быстрее внутренних.

К моменту окончания процесса склерификации пергаментного слоя лигнифицируются также 5—7 клеток эпидермиса, находящихся в области брюшного шва, а несколько позднее — и клетки над средней жилкой плодолистика.

Количественно-анатомический анализ структурных элементов створок бобов показал, что между исследованными сортами наблюдаются существенные различия. Сорт Фюльберг Дунсенер отличается от Аккерперле большей толщиной стенок наружных клеток пергаментного слоя, стенок склеренхимных волокон, а также толщиной эпидермиса и наружных стенок его клеток, покрытых кутикулой ($t > 3$) (таблица).

Различия в толщине стенок внутренних клеток пергаментного слоя у этих сортов не достоверны ($t = 0,2$). Нет достоверных различий также в толщине клеточных стенок гиподермы между Русскими черными бобами и Аккерперле ($t = 1,8$). Толщина стенок клеток гиподермы у этих сортов представляет наиболее изменчивый признак, о чем свидетельствует высокий коэффициент вариации ($V = 30,5—33,3\%$).

По данным некоторых исследователей (Муратова, 1931; Zimmermann, 1936, 1937; Sengbusch, 1937; Fahn, Zohary, 1955), разъединение створок плода происходит в результате гидростатических процессов и связано с сокращением пергаментного слоя, которое вызывается обезвоживанием его клеток при созревании плода. При этом большое значение имеет субмикроскопическая структура волокон, обусловленная расположением мицелл в их оболочках. В наружных клетках пергаментного слоя мицеллы проходят перпендикулярно, во внутренних клетках — параллельно их продольной оси. Так как ориентация пор в оболочке

Количественно-анатомические особенности строения околоплодника кормовых бобов*

Признаки	1. Аккерперле			2. Фольберг Дунсепер			3. Русские черные		
	$M \pm m$	V, %	$t_{1:2}$	$M \pm m$	V, %	$t_{2:3}$	$M \pm m$	V, %	$t_{3:1}$
	I. Толщина стенок, мк								
Волокна склеренхимы вдоль брюшного шва	$4,46 \pm 0,12$	22,6	4,2	$5,23 \pm 0,14$	19,1	0,2	$5,27 \pm 0,12$	16,3	4,8
Волокна склеренхимы вдоль средней жилки	$4,31 \pm 0,08$	13,7	14,4	$6,15 \pm 0,10$	12,0	8,6	$4,73 \pm 0,13$	20,3	3,3
Наружные клетки пергаментного слоя	$3,48 \pm 0,09$	18,4	3,7	$4,03 \pm 0,12$	21,3	—	—	—	—
Внутренние клетки пергаментного слоя	$3,24 \pm 0,06$	15,0	0,2	$3,22 \pm 0,10$	24,8	5,7	$2,53 \pm 0,06^{**}$	17,8	8,9
Субэпидермальные клетки (гиподерма)	$7,96 \pm 0,44$	30,5	10,9	$2,97 \pm 0,12$	30,0	13,9	$9,08 \pm 0,42$	33,3	1,8
Наружные стенки клеюк эпидермиса с кутиклой	$24,99 \pm 0,65$	18,4	4,9	$30,30 \pm 0,87$	20,4	7,9	$21,42 \pm 0,73$	24,1	1,1
II. Толщина эпидермиса, мк	$41,58 \pm 1,01$	17,2	7,3	$54,89 \pm 1,51$	19,5	3,4	$46,62 \pm 1,88$	28,6	1,5

* 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 $t > 3$.

** У русских черных бобов пергаментный слой плохо развит, поэтому измерены лишь клетки, расположенные вблизи брюшного шва плодolistника.

соответствует расположению мицелл, то при обезвоживании наружных клеток уменьшается их длина, а у внутренних клеток — их поперечное сечение.

По мнению U. Glage (по Zimmermann, 1936), различный характер сокращения клеток пергаментного слоя создает напряжение, действующее в двух противоположных направлениях: по продольной оси и перпендикулярно поверхности створок боба. При их совместном действии происходит вскрытие боба, сопровождаемое искривлением или скручиванием его створок.

В области брюшного шва и средней жилки плодолистика у кормовых бобов расположены ткани, имеющие различную структуру составляющих их клеток и характеризующиеся различной механической прочностью. Напряжение, возникающее при сокращении пергаментного слоя и склеренхимных тяжей вследствие их обезвоживания, приводит к разъединению клеток паренхимной ткани, разделяющей створки плода у Фюльберг Дунсенер и Аккерперле, что обуславливает легкое вскрытие бобов.

У Русских черных бобов пергаментный слой в типичном виде встречается лишь вблизи брюшного шва. Напряжение, возникающее в створках плода при обезвоживании клеток пергаментного слоя, сравнительно невелико, так как имеет ограниченную локализацию. Широкая гиподерма, состоящая из живых клеток с целлюлозными стенками, отличающимися большей эластичностью и упругостью по сравнению с одревесневшими клетками, препятствует разъединению створок боба у этого сорта. Соединение склеренхимных обкладок проводящих пучков в один общий тяж в области средней жилки плода и исчезновение в связи с этим разделительной паренхимной полосы тоже следует отнести к факторам, препятствующим растрескиванию створок (Лотова, 1964).

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Г. 1935. О строении плода бобовых. Ботанический журнал, 20, № 6.
- Александров В. Г. и Александрова О. Г. 1935. Анатомия цветка, плода и семени горохов. Опыт сравнительно-анатомического изучения культурных растений. М.—Л., Изд-во ВАСХНИЛ.
- Атабекова А. И. 1958. О раскрывании бобов у рода *Lupinus* (Tournef.) L. Бюллетень МОИП, отдел биологический, 63, вып. 1.
- Лотова Л. И. 1964. Анатомическое исследование кормовых бобов (*Vicia faba* L.) Первая годовичная отчетная конференция. Биолого-почвенный факультет МГУ, рефераты докладов. Изд-во МГУ.
- Муратова В. С. 1931. Бобы (*Vicia faba* L.) М.—Л., Сельхозгиз.
- Пухальская Н. Ф. 1963. Анатомическое строение плодов у зернобобовых. Доклады Московской сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева, вып. 83.
- Яковлев М. С. 1932. О растрескивании бобов рода *Trifolium* L. Ботанический журнал, 17, № 1.
- Fahn A., Zahary M. 1955. On the pericarpial structure of the legumen, its evolution and relation to dehiscence. Phytomorphology, 5, No. 1.
- Sengbusch N. 1964. Züchterisch brauchbare Schnellbestimmungsmethoden zur Prüfung der Eigenschaft «Nichtplatzten» von Stamm 3535A (*Lupinus luteus*) Der Züchter, H. 10.
- Zimmermann K. 1936. Die Züchtung von Lupinen mit nichtplatzenden Hülsen. Der Züchter, H. 9.
- Zimmermann K. 1937. Züchtung von Lupinen mit nichtplatzenden Hülsen. Die Teileigenschaften der Hülsen deren Modifizierbarkeit, ihre Verhältnisse zueinander und ihre Verebarkeit. Der Züchter, H. 1.

Поступила в редакцию
20. 4. 1966 г.

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