

Л. И. Лотова

О ФАСЦИИИ СТЕБЛЯ РУССКИХ БОБОВ

Фасциации, сильно изменяющие облик всего растения или его отдельных органов, встречаются передко. Вызывать фасциацию могут недостаток питания, обработка растений гербицидами или ростовыми веществами, радиоактивное облучение, хирургическое вмешательство (Синнот, 1963; Rousseau, 1964; Зубов, 1965) и другие факторы. Чаще всего наблюдается фасциация стеблей, принимающих при этом лентовидную форму, развитие которой, вероятно, связано с разрастанием конуса нарастания побега в одной плоскости (Синнот, 1963; Pernet, Baillaud, 1963—1964).

Эти аномалии морфогенеза вегетативных органов отмечены во всех группах высших растений, но особенно часты они у представителей покрытосеменных, в том числе в семействе бобовых (Leguminosae).

Так, неустойчивая фасциация наблюдается у фасоли. Если у проростков срезать эпикотиль, то из почек, находящихся в пазухе семядолей, формируются уплощенные побеги, которые впоследствии становятся цилиндрическими (Синнот, 1963).

Хорошо известна наследственная фасциация у гороха, приводящая к образованию растений с укороченными верхними междоузлиями и сближенными узлами, несущими по три-четыре цветка вместо одного. У таких растений значительно сокращены периоды цветения и созревания плодов, что оказывается несомненным преимуществом фасцированных форм гороха по сравнению с нормальными растениями (Scheibe, 1953).

П. М. Жуковский (1964) считает, что бобы (*Faba bona* Medik., syn. *Vicia faba* L., *Faba vulgaris* Moench), не встречающиеся в диком состоянии, своим происхождением обязаны лентовидной фасциации, отдельные варианты которой привели к развитию дряблого уплощенного стебля с рыхлой сердцевинной; в других случаях возникли укороченные междоузлия, произошло улучшение архитектоники стебля и образовались штамбовые, неполсгающие формы растений. Хотя наличие фасцированного стебля считается одним из видовых признаков русских, или конских, бобов (*Faba vulgaris* Moench) Маевский, 1964), у большинства современных кормовых сортов, интродуцируемых в нашей стране и за рубежом, лентовидно-уплощенные

стебли встречаются очень редко, представляя собой пример аномального развития. Как правило, стебли у бобов четырехгранные, с четырьмя выступающими ребрами, полые, простые или ветвистые в основании. Лишь у единичных экземпляров иногда образуются сплюснутые стебли с дихотомическим расщеплением главного побега.

Подобная структура стебля, заканчивающегося несколькими верхушечными соцветиями вместо одного, отмечена Джонсон (цит. по Кренке, 1950) у подсолнечника, семена и проростки которого были подвергнуты рентгеновскому облучению. Это позволило сделать вывод, что обычная корзинка подсолнечника возникла вследствие срастания нескольких корзинок, а облучение вызвало расщепление, дефасциацию, которая произошла как бы по границе исторического срастания органов.

Если принять взгляд П. М. Жуковского (1964), считающего стебель русских или, как сейчас принято называть, кормовых бобов, своеобразным фасцированным органом, то явление, наблюдаемое иногда у этих растений, по аналогии с подсолнечником следует рассматривать как пример дефасциации, имеющей случайный характер. Такая аномальная стеблевая структура бобов (рис. 1) отмечена нами у сорта «Польские кормовые» на опытных делянках Научно-исследовательского института сельского хозяйства центральных районов нечерноземной зоны в Немчиновке, под Москвой.

В основании стебель имеет типичную четырехгранную форму. По направлению к верхушке он становится шестигранным, затем уплощается, образуя перетяжку посередине, и, наконец, расщепляется на два самостоятельных стебля, создавая впечатление дихотомического ветвления. Видимо, в процессе развития такого стебля произошло раздвоение конуса нарастания, что и привело к образованию двух самостоятельных побегов. Нарушение в строении и деятельности верхушечной меристемы главного побега вызвало ряд изменений в анатомической структуре стебля. Так как при дефасциации происходит расщепление органа, то, изучив серию анатомических срезов, сделанных на различных уровнях от верхушки побега к его основанию, можно представить, каким путем у исходных форм могло осуществляться срастание отдельных стеблей, приведшее к образованию структуры, типичной для большинства сортов кормовых бобов.

Стебель бобов имеет пучковое строение центрального цилиндра. Открытые коллатеральные пучки с механической обкладкой из лубяной склеренхимы (Resch, 1959) разделены сердцевинными лучами, образованными межпучковым камбием. В ребрах, под колленхимой, проходят пучки листовых следов: два латеральных пучка, расположенных один против другого и идущих от листа и его прилистников, и два медианных пучка. Латеральные пуч-

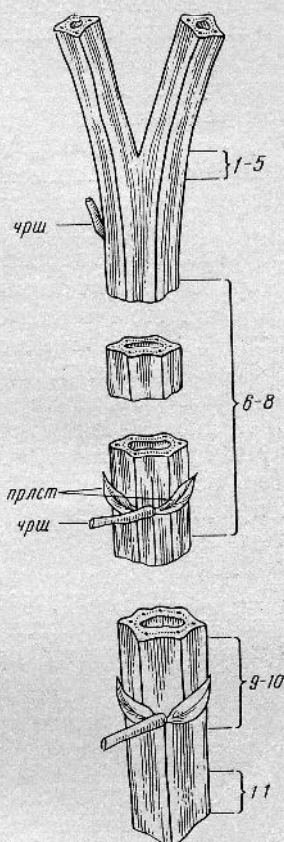
Рис. 1. Общий вид отдельных участков дефасцированного стебля кормовых бобов

чрш — черешок листа; *прлст* — прилистник; цифры соответствуют номерам схем на рис. 2

ки проходят по стеблю лишь одно междоузлие и затем причленяются к проводящей системе центрального цилиндра. Медианные пучки на протяжении двух междоузлий не образуют анастомозов со стеблевыми пучками, располагаясь изолированно в первичной коре. Медианные пучки, имеющиеся на поперечном срезе стебля, всегда принадлежат двум соседним по вертикали листьям. Оба латеральных пучка входят в стебель из листа, прикрепленного к ближайшему узлу. Ковнутри от проводящих пучков центрального цилиндра располагается паренхимная сердцевина, часть которой разрушается, образуя воздушную полость.

В отмеченном нами случае срастание произошло в местах прохождения медианных пучков листовых следов. Как видно на рис. 2, 1, ребра соседних стеблей уже срослись. Медианные проводящие пучки, обращенные один к другому своими механическими обкладками, свободно лежат в общей паренхимной первичной коре. Тяжи колленхимы исчезли. Впоследствии место срастания расширяется в радиальном направлении, медианные пучки взаимно сближаются и почти вплотную подходят к центральным цилиндрам стеблей, но листовых прорывов на этой стадии еще не видно. Склеренхимная обкладка одного из пучков расщепляется, и две образовавшиеся группы лубяных волокон расходятся в стороны (рис. 2, 2).

Присоединение пучков к центральному цилиндру сопровождается образованием листовых прорывов; при этом стеблевые пучки раздвигаются и нарушается целостность камбиальных колец каждого из стеблей. Медианные пучки сближаются настолько, что их флоэмные участки объединяются. Склеренхимные обкладки располагаются снаружи от флоэмы, между участками ксилемы (рис. 2, 3). На этом же рисунке видно, что в сросшемся пучке начинается расщепление ксилемы в радиальном направлении. Затем разделяется флоэма. Этот процесс, по-видимому, совершается на очень коротком протяжении, и оконча-



тельную картину расщепления сросшегося пучка нам не удалось отметить. В дальнейшем разделившиеся вдоль участки проводящих тканей расходятся в противоположные стороны, так что флоэма вместе с примыкающей к ней лубяной склеренхимой располагается на уровне стеблевых проводящих пучков, между концами разорванных камбиальных колец, принадлежащих двум срастающимся стеблям.

Перемещение флоэмы сопровождается поворотом внутрь обоих участков примыкающей к ней ксилемы, срастанием их между собой с образованием типичного коллатерального пучка, у которого флоэма занимает наружное, а ксилема — внутреннее положение. Изменение ориентации ксилемы вызывает сильное искривление ее элементов, поэтому на поперечных срезах многие сосуды оказываются перерезанными косо (рис. 2, 4а, 4б).

Таким образом, из двух медианных пучков при срастании стеблей снова возникают два пучка, но в них произошло перераспределение тканей. Эти пучки, имеющие двойственный характер, располагаются между центральными цилиндрами стеблей, причленившись к которым, они теряют свою самостоятельность и почти не отличаются от обычных стеблевых пучков (рис. 2, 5).

Постепенно разрушается паренхимная ткань, разъединяющая воздушные полости сросшихся стеблей, и возникает одна центральная полость; сросшиеся стороны выпрямляются, стебель приобретает уплощенную форму, типичную для фасцированных органов (рис. 2, 6). На поперечном срезе изображен шестигранный стебель с шестью ребрами, в которых располагаются тяжи колленхимы. В двух противоположных ребрах проходят медианные пучки листьев, принадлежащих разным стеблям, четыре ребра заняты латеральными пучками, которые причленились к проводящей системе фасцированного стебля. Грани, примыкающие к месту срастания, укорачиваются до тех пор, пока поперечник стебля не приобретает более или менее изодиаметрическое очертание (рис. 2, 7—9).

В структуре стебля могут появляться дополнительные грани, образование которых, вероятно, связано с увеличением числа проводящих пучков одного из листовых следов. Однако семигранная структура стебля (рис. 2, 8) неустойчива, и стебель ближе к основанию снова становится шестигранным (рис. 2, 9).

Образование четырехгранного стебля коррелирует с уменьшением числа латеральных пучков, что, вероятно, объясняется изменениями в характере листорасположения. Редукция числа пучков влечет за собой исчезновение соответствующих ребер стебля. Этот процесс на противоположных сторонах стебля не проходит синхронно. Так, нижняя часть рис. 2, 9 уже показывает типичную для стеблей кормовых бобов структуру: между двумя медианными пучками располагается один латеральный

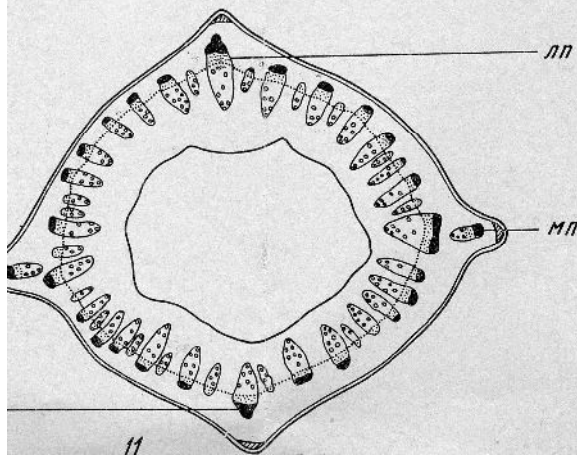
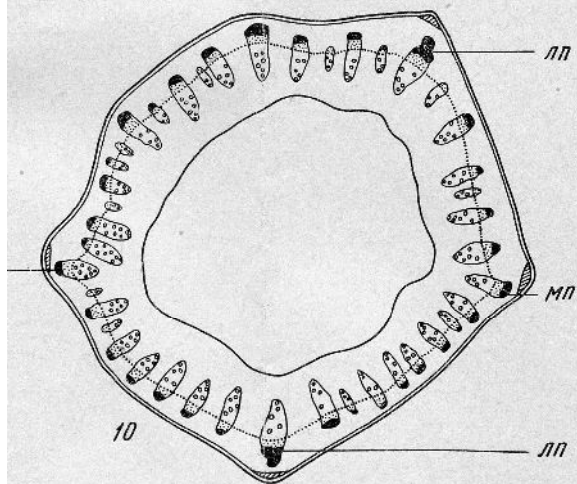
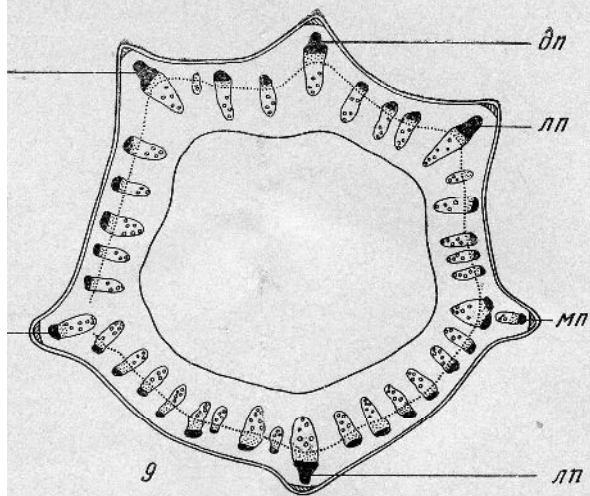


Рис. 2. Анатомическое строение отдельных участков дефасцированного стебля (при разных увеличениях микроскопа)

мл — медианные пучки листовых следов; *лп* — латеральные пучки листовых следов; *кл* — колленхима; *вл* — воздушные полости; *сц* — сердцевина стебля; *сп* — стеблевые пучки; *пкчб* — пучковый камбий; *мкчб* — межпучковый камбий; *эл* — эпидермис; *кс* — ксилема; *фл* — флоэма; *скл* — склеренхима; *сс* — спиральный сосуд; *пс* — пористые сосуды; *лф* — либриформ; *псл* — паренхима сердцевинных лучей; *плз* — паренхима перимедуллярной зоны; *лпр* — листовые прорывы; *смл* — сросшиеся медианные пучки; *дп* — дополнительные пучки листовых следов

