

УДК 633.853.52:631.5/9:581.4:631.52

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ЭНДОКАРПИЧЕСКОЙ СКЛЕРЕНХИМЫ СТВОРОК И ЕЁ РОЛЬ ВО ВСКРЫТИИ БОБОВ СОИ (СООБЩЕНИЕ II)

С.В. Зеленцов,
доктор сельскохозяйственных наук
Е.В. Мошненко,
кандидат биологических наук

ФГБНУ ВНИИМК
Россия, 350038, г. Краснодар, ул. им. Филатова, д. 17
E-mail: vniimk-soy@yandex.ru

Ключевые слова: бобы сои, преждевременное вскрытие бобов, причины растрескивания бобов, анатомия бобов, пергаментный слой, эндокарп, склеренхима, угол наклона склеренхимных волокон, закручивание створок бобов, гомологические ряды

Проблема неустойчивости сортов сои к преждевременному вскрытию бобов остаётся нерешённой, что вызывает необходимость поиска новых анатомических признаков, регулирующих это явление. Перспективным представляется использование закона гомологических рядов Н.И. Вавилова при изучении причин устойчивости к растрескиванию у других видов бобовых с целью поиска таких же форм у сои. Исследования анатомического строения бобов у восьми сортообразцов культурной и дикорастущей сои и пяти видов других видов семейства Бобовые с различной устойчивостью к растрескиванию проводили во ВНИИМК, г. Краснодар, в 2012–2014 гг. Особенности анатомии эндокарпической склеренхимы оценивали на 25 бобах каждого сортообразца или вида бобовых. Показано, что продольные трещины в брюшных швах являются инициальными зонами растрескивания и возникают из-за усушки тканей зрелых бобов сои. Диагональный слой высыхающей склеренхимы в эндокарпе накапливает физико-механические напряжения, которые приводят к вскрытию бобов и закручиванию створок. Углы наклона волокон склеренхимы у культурной и дикорастущей сои близки к диагональному ($\approx 45^\circ$), что определяет возникновение максимального момента деформации кручения в створках. Деформация створок продолжается вплоть до выстраивания склеренхимных волокон вдоль продольной оси вращения. У таких видов бобовых, как робиния ложноакациевая, церцис европейский, солодка щетинистая и гледичия трёхколючковая, с нескрывающимися или поздно вскрывающимися бобами, склеренхимные волокна в створках расположены под более или менее острыми углами по сравнению с соей, что уменьшает напряжения, вызываемые деформацией кручения, и обеспечивает повышенную устойчивость к вскрытию бобов. Показано, что устойчивость к растрескиванию бобов у линии сои Д-1809 TD обеспечивается увеличенными углами наклона эндокарпической склеренхимы, как у видов бобовых со слабо вскрывающимися бобами, что подтверждает наличие у сои гомологического параллелизма с другими видами бобовых по этому признаку.

UDC 633.853.52:631.5/9:581.4:631.52

Structural features of endocarpial sclerenchyma valves and its role in soybean pod dehiscence (Report II). Zelentsov S.V., doctor of agriculture
Moshnenko E.V., candidate of biology

ФГБНУ ВНИИМК
17, Filatova str., Krasnodar, 350038, Russia
Tel.: (861) 274-55-94
vniimk-soy@yandex.ru

Key words: soybean pods, untimely pod dehiscence, reasons of pods shattering, anatomy of pods, endocarp, sclerenchyma, angle of sclerenchyma fibers inclination twisting of the valves, homologous series

The problem of instability of soybean varieties to untimely pod dehiscence remains unsolved, which raises the need for new anatomical features governing this phenomenon. Promising is the use of the law of homologous series of N. I. Vavilov in the study of the causes of resistance to shattering in other species of legumes in order to find the same forms in soybeans. Study the anatomical structure of pods in eight accessions of cultivated and wild soybeans, and five species of other species of legumes with different resistance to shattering was carried out in VNIIMK, Krasnodar, in 2012–2014. Anatomy endocarpial sclerenchyma evaluated in 25 pods of each accessions or legume species. It is shown that the longitudinal crack in the ventral sutures are initially shatter zones and arise due to shrinkage of tissues in mature soybean pods. Diagonal layer of drying sclerenchyma in the endocarp accumulates physical and mechanical stresses, which lead to the pods dehiscence and twisting of the valves. Angles of sclerenchyma fibers inclination in cultivated and wild soybean close to the diagonal ($\approx 45^\circ$), which determines the appearance of the maximum torque of torsional strain in the valves. Deformation of valves continues until sclerenchyma fiber alignment along the longitudinal axis of rotation. In such legume species as black locust, Judas tree, Russian liquorice and honey locust with indehiscent or later dehiscent pods sclerenchyma fibers in the valves are located under the more or less acute angles compared with soybean, which reduces the stress caused by torsional deformation and provides increased resistance to pods dehiscence. It is shown that the resistance to shattering at the line of soybeans D-1809 TD provides increased angles endocarpial sclerenchyma, as in legume species with slightly dehiscent pods, which confirms the presence of soybean homologous overlap with other types of legume species on this trait.

Введение. Многочисленные исследования, посвящённые изучению причин и механизмов преждевременного вскрытия бобов, предпринимались на всём протяжении селекции сои [12; 13; 14; 21; 22]. Практически во всех выполненных исследованиях подчёркивалось, что причины растрескивания определяются особенностями анатомо-морфологического строения бобов [12; 14; 16; 21; 22]. Однако неоднократно описанная в литературе высокая положительная связь между прочностью брюшных швов и срединных жилок с устойчивостью бобов к вскрытию часто опровергается многочисленными случаями преждевременного массового растрескивания даже у отселектированных по

этому признаку современных сортов [19; 20]. Поэтому проблема с нестабильностью устойчивости сортов сои к преждевременному вскрытию бобов остаётся нерешённой, что определяет необходимость поиска новых, ранее не описанных признаков, регулирующих это явление.

Ещё в 1920 г. Н.И. Вавиловым была показана возможность предсказания и последующего обнаружения ранее неизвестных в генофонде культуры признаков на основе закона гомологических рядов. Согласно этому закону генетически близкие виды и роды характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов [2]. После опубликования этого закона его основные положения и практическая применимость в селекции неоднократно блестяще подтверждались [9]. Причём в опубликованной в 2006 г. фундаментальной работе С.В. Рожнова на примере палеонтологических исследований было показано наличие гомологических рядов и между более отдалёнными друг от друга видами в пределах семейств [10]. Ранее в наших исследованиях также была показана перспективность использования вавиловского принципа гомологических рядов при оценке потенциально возможного диапазона изменчивости полиморфных признаков в пределах вида культурной сои – *Glycine max* Merrill, в частности, при изучении изменчивости биохимического состава семян у других видов бобовых с различной степенью филогенетического родства с видом сои [4; 5].

В связи с этим представляется перспективным поиск и изучение новых анатомо-морфологических признаков, связанных с устойчивостью бобов сои к растрескиванию, с использованием принципов гомологического параллелизма с другими видами бобовых.

Материалы и методы. Сравнительные исследования анатомо-морфологического строения бобов у сои и других видов бо-

бобовых проводили на базе ФГБНУ ВНИИМК (г. Краснодар) в 2012–2014 гг. Культурная соя (*Glycine max* Merrill) в экспериментах была представлена клоновыми к растрескиванию сортами Лира, Фора и Сепия, сортами со средней устойчивостью Славия и Ланцетная и новой высокоустойчивой линией Д-1809 TD. В качестве филогенетически родственных видов сои с высокой склонностью к растрескиванию использовали сортообразец Д-95 дикорастущей уссурийской сои *G. soya* Sieb et Zucc. и неонотонию Вайта (сою яванскую) – *Neonotonia wightii* (Wight & Arn.) Lackey (син.: *Glycine javanica* L.)

Посев изучаемых сортообразцов культурной и обоих видов дикорастущей сои проводили в оптимальные сроки (III декада апреля) в селекционном севообороте ВНИИМК. Посев сортов культурной сои проводили селекционной сеялкой СКС-6А. Делянки четырёхрядные, длиной 5 м, без повторений. Норма высева семян – 30–35 шт./м². Дикорастущие сортообразцы сои высеивали вручную с той же плотностью после предварительного скарифицирования семян. В течение всего периода вегетации растений проводили наблюдения и учёты с фотофиксацией морфологических особенностей развития и этапов вскрытия бобов. Отборы бобов проводили на 25 растениях каждого сортообразца с центральных рядов в конце фазы полного налива семян и через 5 суток после полного созревания растений. У дикорастущих видов сои отборы бобов проводили после их индивидуального созревания.

Для выявления особенностей анатомического строения бобов сои в сравнении с бобами филогенетически более удалённых видов бобовых, а также для поиска гомологического параллелизма изучали такие известные слабой растрескиваемостью виды, как робиния ложноакациевая – *Robinia pseudoacacia* L., церцис европейский – *Cercis siliquastrum* L., альбиция ланкоранская – *Albizia julibrissin* Durazz. В качестве модельных видов с невскрывающимися бобами использовали солод-

ку щетинистую – *Glycyrrhiza echinata* L. и гледичию трёхколючковую – *Gleditsia triacanthos* L. В течение всего периода исследований для анатомического изучения отбирали бобы с одних и тех же растений, произрастающих в черте г. Краснодара.

Исследования анатомо-морфологического строения створок проводили на 25 бобах каждого сортообразца или вида бобовых, отобранных в фазах полного налива семян и полного созревания. Для изучения особенностей строения эндоспермической склеренхимы у всех бобовых растений полностью или частично удаляли наружные слои экзокарпия и мезокарпия. Фотофиксацию расположения склеренхимных волокон проводили под световым микроскопом при увеличении ×20.

Результаты и обсуждение. Склонность плодов бобовых к преждевременному вскрытию неразрывно связана с их анатомическим строением [8; 11; 16; 18]. Поэтому практический интерес для дальнейшего изучения вопроса представляет изучение основных тканей перикарпия (створок) боба сои и их анатомических особенностей (рис. 1).

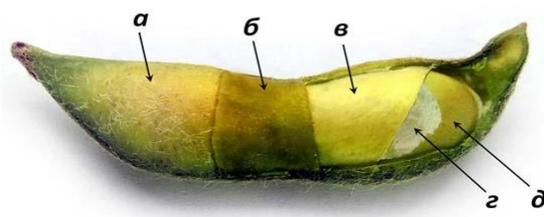


Рисунок 1 – Основные ткани перикарпия (створок) боба сои:

- а – эпидерма с волосками (экзокарп);
- б – фотосинтезирующая паренхима (мезокарп);
- в – склеренхима (эндокарп);
- г – губчатая паренхима (эндокарп);
- д – семя

Типичный перикарпий большинства видов бобовых состоит из трёх слоёв – наружного (экзокарпа), среднего (мезокарпа) и внутреннего (эндокарпа). В полной мере это относится ко всем видам рода Соя и другим родственным родам трибы Фасолевые – Phaseoleae DC. [11; 18].

Экзокарп боба сои представлен слоем эпидермы с волосками опушения (рис. 1а). Известны формы сои с лишённой волосков эпидермой, кодируемой аллелем P_1 , различным углом расположения волосков (аллели A и a), а также отличиями в форме верхушек волосков (аллели Bl и bl) [7]. Отсутствие восковидной кутикулы и наличие устьиц в эпидерме бобов ускоряет потерю воды внутренними тканями створок при их созревании.

Мезокарп у сои образован тонкостенными и сильно вакуолизированными клетками фотосинтезирующей паренхимы, аналогичными клеткам мезофилла листа. Наибольшую толщину этот слой имеет у незрелых бобов сои (рис. 1б). Здесь же локализована разветвлённая сеть жилок, включающих ксилему и флоэму [11], также аналогичная сетчатому жилкованию листа. С позиций генетики и селекции сои этот слой перикарпия изучен довольно слабо. Известен лишь ряд сообщений о различной толщине этого слоя у разных сортов и его возможной роли в сдерживании преждевременного вскрытия бобов [21].

Внутренний слой перикарпия бобов сои – эндокарп, включает в себя склеренхиму и самый нижний слой – губчатую паренхиму (аэренхиму) (рис. 1в и 1г). Главная часть эндокарпа – слой диагонально расположенных удлинённых склеренхимных клеток, образующий так называемый пергаментный слой. Карпологами считается, что именно склеренхима, подсыхая и укорачиваясь при созревании бобов, способствует их вскрыванию [11]. Следовательно, уменьшение мощности эндокарпической склеренхимы или её полное отсутствие должно приводить к снижению склонности бобов к растрескиванию. Подтверждением этому заключению может служить строение бобов софоры японской – *Styphnolobium japonicum* (L.) Schott, у которых в перикарпии практически отсутствует склеренхимный слой [6]. Бобы у этого вида никогда не вскрываются, а семена освобождаются только после разрушения (сгнивания или механического раздавливания) перикарпия [11]. Гене-

тические и селекционные исследования анатомии склеренхимного слоя перикарпия у сои практически не проводились. Известно лишь ограниченное количество работ, посвящённых роли склеренхимы в растрескивании бобов. Например, в статье Р. Kuźniak и S. Sosnowski (2002) показано влияние напряжений, возникающих в высыхающей эндокарпической склеренхиме созревающих бобов фасоли, на скорость вскрытия створок [17].

Наши многолетние наблюдения показывают, что преждевременное вскрытие бобов у сои за счёт высыхания и сокращения объёма склеренхимы обычно проявляется только после полной потери створками воды – в период после полного созревания бобов. До этой стадии оводнённые створки даже полностью сформированных бобов с завершившимися налив семенами сохраняют свою механическую эластичность и не вскрываются. Только изредка у незрелых бобов встречаются различные повреждения в прилегающей к брюшному шву зоне, как правило, вызываемые избыточным увлажнением в конце фазы налива семян. В таких случаях в результате опережающего увеличения размеров семян относительно скорости деления клеток экзокарпия формируются компенсационные разрывы тканей от поверхностных разрывов эпидермы до сквозных разрывов всех тканей брюшного шва, впоследствии заметные даже на созревших бобах (рис. 2).

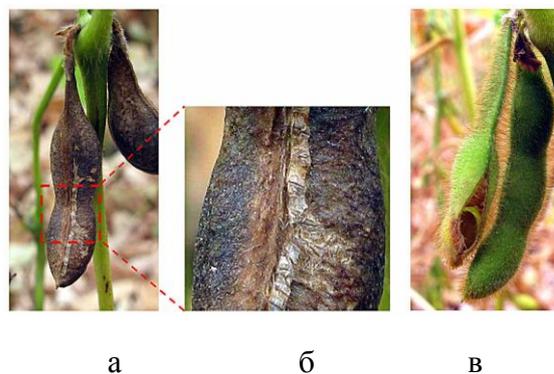


Рисунок 2 – Поверхностные разрывы эпидермы (а-б) и сквозные разрывы брюшного шва (в), образующиеся в конце фазы налива, сорт Сепия

Это явление не является уникальным, известно у многих видов растений из различных семейств и не относится к истинному растрескиванию. При обильных осадках перед физиологическим созреванием, когда плоды уже полностью сформировались, а корневая система растений ещё продолжает поглощать влагу из почвы, на внешних поверхностях плодов или корнеплодов, например, у огурцов, томатов, вишен, черешен, слив, редиса, моркови, граната, инжира и т.п., иногда возникают компенсационные разрывы.

Намного чаще, особенно при перестое в полевых условиях, полностью созревшие бобы сои попадают в условия переменных дневных и ночных температур и различной влажности воздуха. Из-за вызванных переменным увлажнением сокращений и увеличений размеров тканей створок в них возникают периодические физико-механические напряжения. Ситуация с возникновением переменных внутриворочных напряжений усугубляется с выпадением утренних рос и дождевых осадков. В результате в одревесневших и потерявших эластичность тканях брюшного шва начинают формироваться трещины, которые и являются инициальными зонами преждевременного вскрытия бобов (рис. 3).

Малоизученные у сои причины образования в бобах трещин оказались аналогичными образованию разрывов древесины вдоль волокон, которые давно и подробно изучены в лесоводстве. Существует общепризнанная классификация трещин древесины с подробным описанием причин и механизмов их образования [3]. Так, наружные трещины, образующиеся в процессе неравномерного роста различных тканей в стволе дерева, аналогичные компенсационным разрывам в створках незрелых бобов (см. рис. 2), имеют название метиковых трещин. Наружные трещины, возникающие при высыхании древесины и распространяющиеся от поверхности вглубь и вдоль волокон, классифицируются как трещины усушки. В бобах сои аналогом трещин усушки как раз и являются трещины в брюшном шве.



Рисунок 3 – Образование компенсационной трещины усушки в брюшном шве в результате потери влаги тканями створок созревшего боба, сорт Лира:

- а** – неповреждённый брюшной шов;
- б** – образование продольной трещины в брюшном шве

Причиной образования трещин усушки в древесине является более быстрое высыхание наружных слоёв и более интенсивное уменьшение в размерах – усушка. В результате появляются растягивающие напряжения, разрывающие древесину вдоль волокон. Быстрая сушка обычно приводит к большему растрескиванию. Чем ниже становится влажность древесины, тем сильнее она растрескивается [3]. Эти выводы полностью объясняют причины образования трещин усушки в брюшных швах бобов сои.

Помимо образования трещин усушки в брюшных швах у бобов сои при перестое эпизодически обнаруживаются сквозные трещины усушки в тканях мезокарпа и эндокарпа (рис. 4).



Рисунок 4 – Вызванные перестоем трещины усушки в экзокарпе, мезокарпе и склеренхимном слое эндокарпа боба, сорт Славия

Однако само по себе образование трещин усушки в брюшном шве, а также в мезокарпе и эндокарпе не объясняет механизм дальнейшего раскрытия бобов на две обособленные створки. Да и в древесиноведении полное раскалывание стволов деревьев на две обособленные половины по трещинам усушки и без внешнего механического воздействия не описано.

Вскрытие созревших бобов сои, за исключением длительных дождливых условий в этот период, развивается почти сразу после появления в брюшных швах трещин усушки. При этом створки вскрывшихся бобов спиралевидно закручиваются наружу в обе стороны от продольной оси боба. Закручивание створок начинается с их верхушек и развивается к базальной части, завершаясь в области бывшей чашечки цветка, где сосудисто-волокнистые пучки брюшного шва и срединной жилки переходят в общий сосудистый пучок плодоножки боба (рис. 5). В древесиноведении подобное явление (но не так явно выраженное) известно у распиленной на доски древесины и носит название спиралевидной покоробленности [3].



Рисунок 5 – Полностью вскрытые бобы сои с высыпавшимися семенами, сорт Фора

В сухой и тёплый сентябрьский день в условиях Краснодара для полного завершения процесса закручивания створок после начала вскрытия обычно достаточно 2–4 часов.

В то же время у видов со слабо вскрывающимися бобами закручивания створок

почти не наблюдается, за исключением слабого продольного изгиба. По нашим трёхлетним наблюдениям, у робинии ложноакациевой, церциса европейского и альбиции ленкоранской в условиях Краснодара созревшие бобы с образовавшимися в брюшных швах трещинами усушки окончательно не вскрываются довольно длительное время, нередко в течение всей зимы. Но даже в случаях полного вскрытия бобы у этих видов так и остаются висеть на плодоножках двумя почти параллельными створками. Эти факты позволяют сделать заключение о наличии аналогичных усадочных внутривторочных напряжений при высыхании бобов сои, робинии, церциса и альбиции, приводящих к образованию трещин усушки, и об отсутствии или существенном уменьшении напряжений, приводящих к расхождению и спиралевидному короблению створок у слабо вскрывающихся видов бобовых. В связи с этим необходимо рассмотреть типы напряжений, которые могут возникать в створках, а также возможные причины различий этих напряжений у рано и поздно вскрывающихся бобов.

По своему профилю створки боба напоминают корытные и полукруглые строительные профили типа швеллеров или желобов (рис. 6).

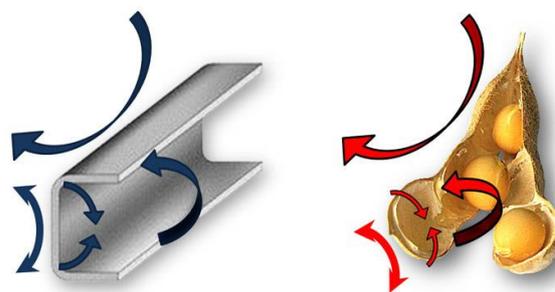


Рисунок 6 – Подобие профилей металлического швеллера и створок бобов сои и характер распределения в них крутящих моментов при возникновении внутренних деформирующих напряжений

Гнутые п-образные и полукруглые строительные профили имеют определённый радиус кривизны профиля, ширину, толщину и механическую прочность стенок полок (п-образных поперечных изгибов профиля), упругое сопротивление продольной, поперечной и диагональной деформациям и еще целый ряд физических параметров, хорошо изученных и детально описываемых классическими теориями прочности в соответствующих разделах инженерной дисциплины «Сопротивление материалов», или сопромата [1]. Бобы сои, несмотря на варьирующий радиус кривизны сечения профиля в зонах, изнутри прилегающих к семенам и между ними, а также более закруглённую форму полочных изгибов в брюшной и дорзальной зонах створок, также имеют большинство прочностных характеристик гнутых профилей, включая формирование аналогичных строительным профилям разнонаправленных внутренних деформаций.

Главным компонентом созревшего боба у сои, определяющим прочность створок, является слой эндокарпической склеренхимы, состоящий из длинных одревесневших клеток. У незрелых или влажных бобов склеренхима эластична, но при высыхании теряет упругость, сжимается и становится жёсткой. Как и у швеллера, створка боба, за счёт жесткости волокон склеренхимы и швеллероподобного профиля, имеет наиболее высокие прочностные характеристики сопротивления поперечному изгибу.

Наиболее заметны в бобе усилия на деформации продольного изгиба створок наружу, проявляющиеся в их расхождении друг от друга при вскрытии боба, а также деформации кручения, вызывающие спиралевидное закручивание створок. Кроме этого, створки боба подвержены поперечным деформациям профиля в зоне полок (областей, прилегающих к брюшному шву и срединной жилке). В результате под влиянием переменной влажности склеренхимы у бобов

наблюдается периодическое изменение радиуса кривизны поперечного сечения из-за разнонаправленного поперечного движения краёв створок в зоне брюшного шва и срединной жилки на сжатие или на разрыв. Неоднократное появление и снятие поперечных деформаций полок створок приводит к разрушению соединительной паренхимы между ventральными жилками брюшного шва. Следствием этого и является образование продольных разрывов в брюшном шве.

Диагональное расположение склеренхимных волокон относительно оси брюшного шва, помимо момента поперечного сжатия, также определяет развитие значительного момента кручения, реализующегося в виде закручивания створок вскрывшегося боба. При этом, по аналогии с известными инженерными наработками в области деформаций [1], максимальные усилия на деформацию кручения у створок бобов сои должны возникать при 45-градусном расположении волокон слоя склеренхимы. При уменьшении или увеличении угла отхождения волокон физико-механические напряжения в тканях створок бобов и, как следствие, момент кручения также будут уменьшаться. Характерной особенностью бобов сои как раз и является октантное (под углом около 45°) расположение склеренхимных волокон по отношению к оси брюшного шва, определяющее крайне нежелательный максимальный момент деформации кручения. Это и является причиной спиралевидного коробления створок при растрескивании.

Полевые наблюдения показывают, что после окончательного завершения процесса закручивания створок вскрывшихся бобов, ранее образовавшиеся в результате усушки разрывы эндокарпической склеренхимы, как правило, располагаются вдоль продольной оси закручивания, т.е. принимают форму с минимальными напряжениями момента кручения (рис. 7).



Рисунок 7 – Расположение трещины усушки (показана стрелкой) в эндокарпе относительно оси закрученной створки боба, сорт Сепия

Для подтверждения обнаруженного явления компенсации момента кручения в склеренхимных волокнах за счёт изменения конфигурации створок в виде спиралевидной покоробленности был проведён модельный эксперимент. Для этого на нескольких сортообразцах сои отобрали ещё не вскрывшиеся бобы с просматриваемыми сквозь мезокарп разрывами эндокарпа. В качестве стандарта бобов с высокой устойчивости к вскрытию взяли бобы робинии ложноакациевой. Над зонами видимых разрывов склеренхимы удалили часть эпидермы и мезокарпа. Затем бобы искусственно вскрыли, удалили семена и на 1 ч поместили в воду. Увлажнённые бобы по общепринятой методике для определения растрескиваемости бобов [20; 22] в течение 3 ч выдерживали в сушильном шкафу при температуре 60 °С. После завершения закручивания створок повторно проводили визуальную оценку расположения разрывов склеренхимы относительно продольной оси закручивания (табл. 1).

Визуальный осмотр исходного расположения склеренхимных волокон в створках не вскрывшихся бобов всех сортообразцов сои показал их характерное для вида диагональное расположение относительно брюшного шва. В отличие

от сои расположение направления разрыва склеренхимы относительно брюшного шва в створке боба робинии ложноакациевой было близко к перпендикулярному.

Визуальный осмотр створок бобов всех сортообразцов сои после их 3-часовой экспозиции при температуре 60 °С показал, что в результате спиралевидного коробления направление разрывов склеренхимы, бывшее перед искусственным высушиванием диагональным, приобрело почти параллельное к продольной оси вращения створок направление (см. табл. 1). При этом створки слабо вскрывающихся бобов робинии даже при искусственном высушивании при повышенных температурах оказались почти не подвержены спиралевидному короблению. Угол расположения разрыва в эндокарпе створок робинии также практически не изменился.

Таблица 1

Изменение углов расположения разрывов в эндокарпической склеренхиме относительно продольной оси створок бобов сои и некоторых других бобовых до и после закручивания створок

Сортообразец, вид	Расположение осей разрывов склеренхимных волокон	
	до закручивания створок	после закручивания створок
Ли́ра		
Сепия		
Славия		
Д-1809 TD		
Д-95 (дикорастущая уссурийская соя)		
Робиния ложноакациевая		

Таким образом, показанное в таблице 1 изменение углов расположения разрывов в склеренхиме за счёт спиралевидной деформации створок позволяет заключить, что причиной их закручивания являются возникающие при высыхании бобов физико-механические напряжения, вызывающие момент кручения в склеренхимном слое эндокарпа. При этом вектор напряжений каждого отдельного склеренхимного волокна эндокарпа направлен на его максимальное погашение, которое при отсутствии сдерживающих факторов (вторая створка и неразрушенный слой соединительной паренхимы в невскрывшемся бобе) достигается занятием положения, максимально приближенного к продольной оси вращения.

Однако на примере бобов робинии ложноакациевой видно, что у некоторых видов из других родов сем. Бобовые углы отхождения волокон могут быть иными (рис. 8).

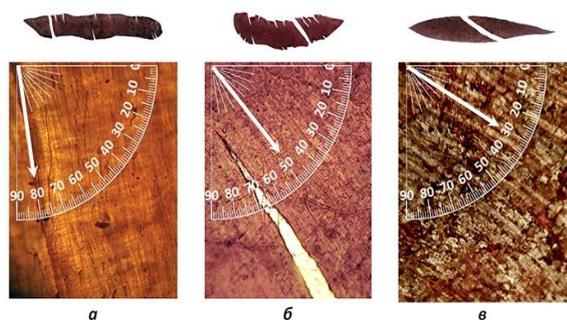


Рисунок 8 – Углы расположения волокон склеренхимы относительно оси брюшного шва бобов у трёх видов бобовых с различной склонностью к растрескиванию, $20\times$ (стрелками показано основное направление расположения волокон):

- а** – робиния ложноакациевая – поздно и постепенно вскрывающиеся бобы;
- б** – сорт сои Лира – рано и быстро вскрывающиеся бобы;
- в** – церцис европейский – поздно и постепенно вскрывающиеся бобы

Из рисунка 8 видно, что виды с поздно вскрывающимися бобами имеют либо увеличенные (робиния), либо уменьшенные (церцис) углы отхождения волокон

по сравнению с соей. При этом у сои эти углы оказались довольно близкими к углу максимального момента деформации кручения – 45° .

Для подтверждения и детализации выявленной зависимости степени склонности бобов к растрескиванию от расположения их склеренхимных волокон относительно продольной оси брюшного шва было проведено измерение углов наклона склеренхимных волокон на расширенном наборе видов бобовых. В качестве стандарта полной невскрываемости были использованы бобы гледичии трёхколючковой и солодки щетинистой (табл. 2).

Таблица 2

Углы наклона (градус) волокон склеренхимы от оси брюшного шва у сортообразцов культурной, дикорастущей сои и некоторых других видов бобовых

Краснодар, 2012–2013 гг.

Сортообразец, вид	Склонность к вскрытию бобов	Угол наклона склеренхимных волокон*		
		2012 г.	2013 г.	среднее
Гледичия трёхколючковая	Отсутствует	$81\pm 3,3$	$83\pm 2,7$	82,0
Робиния ложноакациевая	Слабая	$76\pm 6,0$	$79\pm 3,9$	77,5
Линия сои Д-1809 TD	Слабая	$62\pm 7,7$	$63\pm 5,0$	62,5
Сорт сои Ланцетная	Средняя	$56\pm 3,8$	$51\pm 6,2$	53,5
Сорт сои Славия	Средняя	$52\pm 2,0$	$50\pm 4,1$	51,0
Неонотония Вайта (соя яванская)	Средняя	$52\pm 4,7$	$50\pm 3,4$	51,0
Линия Д-95, уссурийская соя	Высокая	$50\pm 3,7$	$48\pm 5,3$	49,0
Сорт сои Лира	Высокая	$49\pm 2,2$	$46\pm 3,6$	47,5
Сорт сои Сепия	Высокая	$47\pm 3,6$	$45\pm 5,0$	46,0
Сорт сои Форс	Высокая	$45\pm 2,7$	$46\pm 6,1$	45,5
Церцис европейский	Слабая	$33\pm 1,8$	$30\pm 2,2$	31,5
Солодка щетинистая	Отсутствует	$14\pm 7,8$	$14\pm 4,3$	14,0

* среднее из 25 бобов \pm стандартное отклонение

Анализ данных таблицы 2 показывает, что наиболее близко к октантной (углу 45°) зоне максимального момента кручения и, следовательно, максимального риска преждевременного вскрытия бобов, расположена культурная соя и дикорастущие родственные виды – уссурийская соя

и неонотония Вайта. Углы расположения склеренхимы в бобах этих сортообразцов сои отстояли от 45-градусной максимальной зоны риска на 0,5–8,4° в сторону увеличения. Исключение составила самая устойчивая к растрескиванию линия сои Д-1809 TD, у которой в среднем за два года угол отхождения склеренхимных волокон отстоял от зоны риска на 17,5° и составил 62,5°. При этом угол наклона склеренхимных волокон у модельного объекта со слабо и медленно вскрываемыми бобами – церциса европейского, составил 31,5°, что на 4° ближе к октантной зоне риска по сравнению с линией Д-1809 TD. Угол отхождения склеренхимы у ещё более устойчивой к растрескиванию бобов робинии ложноакациевой составил 77,5°. У стандарта полной невскрываемости бобов – гледичии трёхколючковой – угол расположения волокон склеренхимы оказался почти прямым и в среднем составлял 82°.

Таким образом, проведённые исследования показали, что диагонально расположенная эндокарпическая склеренхима створок бобов у сои является главной причиной возникновения в створках момента кручения, приводящего к раскрытию бобов вдоль брюшного шва и спиральному закручиванию створок.

Выводы: Из-за переменной влажности созревших бобов сои при перестое в области брюшных швов возникают продольные трещины усушки. После появления подобных трещин подпружиненный накопленный при высыхании и короблении физико-механическими напряжениями слой склеренхимы почти сразу вызывает полное вскрытие бобов со спиралевидным закручиванием створок.

Углы наклона волокон эндокарпической склеренхимы у культурной и дикорастущей сои близки к диагональному ($\approx 45^\circ$), что в высыхающих и сжимающихся створках определяет возникновение максимального момента деформации кручения. Закручивание створок продолжается

вплоть до выстраивания склеренхимных волокон вдоль продольной оси вращения.

У видов бобовых с невскрывающимися или поздно вскрываемыми бобами склеренхимные волокна в створках расположены под более острым или более тупым углами по сравнению с соей.

У таких видов бобовых, как робиния ложноакациевая, церцис европейский, солодка щетинистая и гледичия трёхколючковая, с невскрывающимися или поздно вскрываемыми бобами, склеренхимные волокна в створках расположены под значительно более или менее острыми углами по сравнению с соей, что обеспечивает повышенную устойчивость к вскрытию бобов за счёт уменьшения напряжений, вызванных деформацией кручения.

Наличие отличных от 45-градусных значений углов наклона эндокарпической склеренхимы у других бобовых на основании закона гомологических рядов Н.И. Вавилова позволяет предположить перспективность поиска форм сои с аналогичными углами расположения склеренхимных волокон.

Показано, что высокая устойчивость к преждевременному вскрытию бобов у сортообразца культурной сои Д-1809 TD обеспечивается увеличенными до 62–63° углами наклона эндокарпической склеренхимы, что подтверждает наличие гомологического параллелизма по этому признаку у разных видов бобовых.

Список литературы

1. Александров А.В., Потапов В.Д., Державин Б.П. Сопротивление материалов. – М.: Высшая школа, 2003. – 560 с.
2. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. – М.-Л.: Огиз-Сельхозгиз, 1935. – 56 с.
3. Вакин А.Т., Полубояринов О.И., Соловьёв В.А. Пороки древесины. – М.: Лесн. пром-сть, 1980. – 197 с.
4. Зеленцов С.В. Применимость закона гомологических рядов в селекции сои на качество. – Краснодар: Науч.-тех. бюл. ВНИИМК, 1998. – Вып. 119. – С. 11.
5. Зеленцов С.В. Селекционно-генетическое улучшение сои: основы, современные концепции

и методы. – Saarbrücken, Deutschland: LAP LAMBERT Academic Publishing GmbH & Co., KG, 2011. – С. 147.

6. Ковалёва Л.Г., Сампиев А.М., Никифорова Е.Б., Хочава М.Р. Изучение анатомического строения плодов софоры японской // Фундаментальные исследования. Фармацевтические науки. – 2013. – № 6. – С. 651–655.

7. Корсаков Н.И. Каталог генетической коллекции сои. – Л.: ВИР, 1973. – Вып. 115. – 69 с.

8. Левина Р.Е. Морфология и экология плодов. – Л., 1987. – 160 с.

9. Медников Б.М. Еще раз о законе гомологических рядов в наследственной изменчивости // Природа. – 1989. – № 7. – С. 27–35.

10. Рожнов С.В. Закон гомологических рядов Н.И. Вавилова и архаическое многообразие по данным палеонтологии // Эволюция биосферы и биоразнообразия. К 70-летию А.Ю. Розанова. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2006. – С. 136–146.

11. Яковлев Г.П. Бобовые земного шара. – Л.: Наука, 1991. – 141 с.

12. Caviness C.E. Heritability of pod dehiscence and its association with some characters in soybean // Crop Science. – 1969. – Vol. 9. – P. 207–209.

13. Christiansen L.C., Dal Degan F., Ulvskov P., Borkhard B. Examination of the dehiscence zone in soybean pods and isolation of a dehiscence-related endopolygalacturonase gene. – [Электронный ресурс]. – Plant, Cell and Environment, 2002. – Vol. 25. – P. 479–490. – URL: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1365-3040.2002.00839.x/full> (дата обращения: 17.09.2014).

14. Conley S. Drought induced shatter // In: Integrated Crop and Pest Management. – [Электронный ресурс]. – News and Resources for Wisconsin Agriculture. University of Wisconsin, USA. – 2012 – URL: <http://ipcm.wisc.edu/blog/2012/09/drought-induced-shatter/> (дата обращения: 28.08.2014).

15. Ghobrial G.I., Dennis R.E. Configuration of the sclerenchymatic strand at the dorsal suture in relation to pod dehiscence in *Glycine max* (L.) Merrill // Journal of the Arizona-Nevada Academy of Science. – Tucson, Arizona, 1979. – Vol. 2. – P. 3–6.

16. Gunn Ch. Fruits and seeds of genera in the subfamily Mimosoideae (Fabaceae) // Techn. Bull. US Dep. Agr. – 1984. – N. 1681. – P. 1–194.

17. Kuźniar P., Sosnowski S. Relation between the bean pod shape factor and the force required for pod opening. – [Электронный ресурс]. – International Agrophysics, Lublin, Poland, 2002. – Vol. 16. – P. 129–132. – URL: http://www.old.international-agrophysics.org/artykuly/international_agrophysics/IntAgr_2002_16_2_129.pdf (дата обращения: 24.09.2014).

18. Lackey J.A. Phaseoleae // In: Advances in legume systematics. – Kew. GB, 1981. – Pt. 1. – P. 301–327.

19. Philbrook B., Oplinger E.S. Soybean field losses as influenced by harvest delays. – Agronomy Journal, 1989. № 81. – P. 251–258.

20. Suzuki M., Fujino K., Funatsuki H. A major soybean QTL, qPDH1, controls pod dehiscence without marked morphological change. – [Электронный ресурс]. – Plant Production Science, The Crop Science Society of Japan, Tokyo, Japan. – 2009. – Vol. 12. – No. 2. – P. 217–223. – URL: https://www.jstage.jst.go.jp/article/pps/12/2/12_2_217/_article (дата обращения: 28.08.2014).

21. Tiwari S.P., Bhatia V.S. Characters of pod anatomy associated with resistance to pod-shattering in soybean // Annals of Botany. – 1995. – Vol. 76. – P. 483–485.

22. Tsuchiya T. Physiological and genetic analysis of pod shattering in soybean // Japan Agriculture Research Quarterly. – 1987. – Vol. 21. – P. 166–175.

References

1. Aleksandrov A.V., Potapov V.D., Derzhavin B.P. Soprotivlenie materialov. – M.: Vysshaya shkola, 2003. – 560 s.

2. Vavilov N.I. Zakon gomologicheskikh ryadov v nasledstvennoy izmenchivosti. – M.-L.: Oligo-Sel'hozgis, 1935. – 56 s.

3. Vakin A.T., Poluboyarinov O.I., Solov'yov V.A. Poroki drevesiny. – M.: Lesn. prom-st', 1980. – 197 s.

4. Zelentsov S.V. Primenimost' zakona gomologicheskikh ryadov v selektsii soi na kachestvo. – Krasnodar: Nauch.-teh. byul. VNIIMK. – 1998. – Vyp. 119. – S. 11.

5. Zelentsov S.V. Seleksionno-geneticheskoe uluchshenie soi: osnovy, sovremennye konceptii i metody. – Saarbrücken, Deutschland: LAP LAMBERT Academic Publishing GmbH & Co., KG, 2011. – S. 147.

6. Kovaliyova L.G., Sampiev A.M., Nikiforova E.B., Hochava M.R. Izuchenie anatomicheskogo stroeniya plodov sofory yaponskoy. – Fundamental'nye issledovaniya. Farmaceuticheskie nauki. – 2013. – № 6. – S. 651–655.

7. Korsakov N.I. Katalog geneticheskoy kolleksitsii soi. – Leningrad, VIR, 1973. – Vyp. 115. – 69 s.

8. Levina R.E. Morfologiya i ekologiya plodov. – L., 1987. – 160 s.

9. Mednikov B.M. Eshe raz o zakone gomologicheskikh ryadov v nasledstvennoy izmenchivosti. – Priroda, 1989. – № 7. – S. 27–35.

10. Rozhnov S.V. Zakon gomologicheskikh ryadov N. I. Vavilova i arhaicheskoe mnogoobrazie po dannym paleontologii / V kn.: Evolyutsiya biosfery i bioraznoobraziya. K 70-letiyu A. Ju. Rozanova. – M.: T-vo nauchnyh izdaniy KMK, 2006. – S. 136–146.

11. *Jakovlev G.P.* Bobovye zemnogo shara. – L.: Nauka, 1991. – 141 s.

12. *Caviness C.E.* Heritability of pod dehiscence and its association with some characters in soybean. – Crop Science. – 1969. – Vol. 9. – P. 207–209.

13. *Christiansen L.C., Dal Degan F., Ulvskov P., Borkhard B.* Examination of the dehiscence zone in soybean pods and isolation of a dehiscence-related endopolygalacturonase gene – [Электронный ресурс] – Plant, Cell and Environment, 2002. – Vol. 25. – P. 479–490. – URL: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1365-3040.2002.00839.x/full> (дата обращения: 17.09.2014).

14. *Conley S.* Drought induced shatter. /In: Integrated Crop and Pest Management / – [Электронный ресурс] – News and Resources for Wisconsin Agriculture. University of Wisconsin, USA. – 2012 – URL: <http://ipcm.wisc.edu/blog/2012/09/drought-induced-shatter/> (дата обращения: 28.08.2014)

15. *Ghobrial G.I., Dennis R.E.* Configuration of the sclerenchymatic strand at the dorsal suture in relation to pod dehiscence in *Glycine max* (L.) Merrill. – Journal of the Arizona-Nevada Academy of Science. Tucson, Arizona, 1979, vol. 2. – P. 3–6.

16. *Gunn Ch.* Fruits and seeds of genera in the subfamily Mimosoideae (Fabaceae). – Techn. Bull. US Dep. Agr. – 1984. – N. 1681. – P. 1–194.

17. *Kuźniar P., Sosnowski S.* Relation between the bean pod shape factor and the force required for pod opening. – [Электронный ресурс] – International Agrophysics, Lublin, Poland, 2002. – Vol. 16. – P. 129–132 URL: http://www.old.international-agrophysics.org/artykuly/international_agrophysics/IntAgr_2002_16_2_129.pdf (дата обращения: 24.09.2014).

18. *Lackey J.A.* Phaseoleae // In: Advances in legume systematics. – Kew. GB, 1981. – Pt. 1. – P. 301–327.

19. *Philbrook B., Oplinger E.S.* Soybean field losses as influenced by harvest delays. – Agronomy Journal, 1989. № 81. – P. 251–258.

20. *Suzuki M., Fujino K., Funatsuki H.* A major soybean QTL, qPDH1, controls pod dehiscence without marked morphological change – [Электронный ресурс] – Plant Production Science, The Crop Science Society of Japan, Tokyo, Japan, 2009. – Vol. 12. – No. 2. – P. 217–223. – URL: https://www.jstage.jst.go.jp/article/pps/12/2/12_2_217/_article (дата обращения: 28.08.2014).

21. *Tiwari S.P., Bhatia V.S.* Characters of pod anatomy associated with resistance to pod-shattering

in soybean – Annals of Botany, 1995. – vol. 76. – P. 483–485.

22. *Tsuchiya T.* Physiological and genetic analysis of pod shattering in soybean. – Japan Agriculture Research Quarterly, 1987. – Vol. 21. – P. 166–175.