

УДК 581.84:633.37

СТРОЕНИЕ МАКРО- И МИКРОСТРУКТУРНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ КОНСТРУКЦИИ СТЕБЛЕЙ ГАЛЕГИ ВОСТОЧНОЙ

О. А. ПОРХУНЦОВА

УО «Белорусская государственная сельскохозяйственная академия»,
г. Горки, Республика Беларусь, 213407

(Поступила в редакцию 28.12.2018)

Строение структурных компонентов стебля генетически предопределено. Развитие микроструктурных элементов стебля является одним из основных факторов, определяющих продуктивность и устойчивость растений, так как совокупность морфолого-анатомических структур формирует целостность растительного организма. В статье представлены закономерности макростроения стебля и его гистолого-анатомических структур. Стебель галеги восточной состоит из 7–9 междоузлий, характеризующихся неоднородностью макро- и микростроения. Первое нижнее междоузлие укорочено ($76,1 \pm 23,4$ мм) с диаметром $5,82 \pm 0,59$ мм, 2–3 нижние междоузлия имеют максимальную длину и диаметр стебля. Начиная с 4 междоузлия, отмечено постепенное уменьшение метрических признаков междоузлий. В связи с этим стебель галеги имеет веретеновидную форму со смещенным вниз центром максимальной толщины и длины междоузлия. Неоднородность микроструктуры стебля выражается в наличии переходного типа строения: от непучкового на уровне первого междоузлия, к пучковому – второго и последующих междоузлий. Степень развития проводящей и опорной систем стебля сопряжено с уровнем междоузлия.

Ключевые слова: галега восточная, стебель, междоузлия, макропараметры, микростроение, склеренхима, ксилема, флоэма, камбий, проводящий пучок.

The structure of structural components of the stem is genetically predetermined. The development of microstructural elements of the stem is one of the main factors determining the productivity and stability of plants, since the combination of morphological and anatomical structures forms the integrity of the plant organism. The article presents the laws of macrostructure of the stem and its histological and anatomical structures. The stalk of Galega orientalis consists of 7–9 interstices characterized by heterogeneity of macro- and microstructures. The first lower internode is shortened (76.1 ± 23.4 mm) with a diameter of 5.82 ± 0.59 mm, 2–3 lower interstices have a maximum length and stem diameter. Starting with the fourth internode, a gradual decrease in metric signs of internodes was observed. In this regard, the stem of galega has a spindle-shaped form with a center of maximum thickness and length of the internode shifted downwards. The heterogeneity of microstructure of the stem is expressed in the presence of a transitional type of structure: from a non-bundle at the level of the first interstitial, to a bundle – in the second and subsequent internodes. The degree of development of the conductive and supporting systems of the stem is associated with the level of internode.

Key words: Galega orientalis, stem, interstices, macro-parameters, microstructure, sclerenchyma, xylem, phloem, cambium, conducting bundle.

Введение

В настоящее время во многих регионах страны галега восточная успешно внедряется в сельскохозяйственное производства как представитель востребованной в отрасли кормопроизводства группы многолетних бобовых трав. Она характеризуется широким спектром биологических и хозяйственных достоинств: стабильно высокой урожайностью зеленой массы и семян [5, 13], зимостойкостью, длительным хозяйственным использованием (10–15 лет) без изреживания стеблестоя и снижения продуктивности [2, 6], способностью к интенсивной азотфиксации [12], пастбищевыносливостью и другими ценными свойствами. По кормовым достоинствам галега не уступает традиционно возделываемым многолетним бобовым травам и значительно превосходит их по продуктивному долголетию и скорости весеннего отрастания. Обладание такими свойствами и качествами позволяет галеге восточной стать перспективным звеном кормового конвейера наряду с такими традиционными и широко распространенными культурами, как клевер луговой и люцерна посевная.

Однако наряду с достоинствами, галега восточная обладает рядом изъянов, которые замедляют интенсивное, масштабное ее возделывание. К ним относятся: слабое развитие в 1–2 год жизни надземной части растения [4], медленное поукосное отрастание [8], твердокаменность семян [3]. Так как галега восточная является перспективной культурой

кормового направления использования, то для дальнейшего интенсивного внедрения необходимо детальное знание строения ее растений.

В исследования на анатомическом уровне из семейства Бобовые чаще всего включают такие широко возделываемые культуры, как клевер и люцерна. Научные работы по галеге восточной направлены на описание морфологических признаков [3, 9] и биологических особенностей [4, 8, 12]. Исследования микроструктуры вегетативных и репродуктивных органов галеги восточной имеют описательный, фрагментарный характер [14]. Однако именно изменения анатомических структур стебля отражают сложный и длительный процесс адаптации, которая направлена на оптимизацию транспортной, фотосинтезирующей, опорной и запасающей функций. Взаимосвязь строения и функций стебля, его структур формирует целостность растения, обеспечивает его приспособленность к условиям произрастания. Изменения клеток, тканей и анатомических структур на онтогенетическом уровне предопределяют габитус растений и создают условия для реализации физиологических функций. Именно поэтому микроскопическое строение побега растения является важным критерием продуктивности растения. Это обстоятельство объясняет значимость анатомических исследований для агрономии и селекции.

Основная часть

Изучение особенностей анатомического строения стеблей галеги восточной проводилось поэтапно: отбор растительного материала и его фиксирование; изготовление препаратов и оценка гистологических параметров междоузлий стеблей; статистическая обработка полученных результатов.

Отбор и фиксирование растительного материала. Изучение микроскопического строения стеблей проводилось на сортах и образцах галеги восточной различного селекционного происхождения: Нестерка, Полесская, КВ-Т, СЭГ-1, СЭГ-2. В начале цветения в трехкратной повторности было отобрано по 4 побега каждого сортообразца. Стебли отобранных побегов каждого сортообразца были разделены на участки (междоузлия) по месту размещения узлов. Каждая часть была маркирована с указанием сортообразца, повторности, междоузлия и порядкового номера побега [7].

Фиксация подготовленного материала проводилась в уксусном спирте (3 части 96 % этилового спирта +1 часть ледяной уксусной кислоты). Экспозиция фиксации составила 24 часа. Затем зафиксированный растительный материал был переведен в 70 % этиловый спирт и хранился до проведения анатомических исследований при температуре +4°C в холодильнике.

Изготовление и изучение препаратов осуществлялось по общепринятым методикам ботанических исследований. Для удаления остатков уксусной кислоты зафиксированный материал был повторно переведен в 70 % этиловый спирт [10].

Из средних частей каждого зафиксированного междоузлия изготавливались препараты. Поперечные срезы толщиной 50–80 мкм окрашивались флороглюцином, который обеспечивает красно-бурую окраску лигнифицированных гистологических структур стебля. Применение флороглюцина позволяет контрастировать в препаратах ткани первичной коры, склеренхиму и проводящие пучки. Из окрашенных срезов стебля изготавливались временные препараты в глицериновой среде.

Изучение гистологических параметров стеблей галеги восточной проводилось на временных препаратах с использованием компьютерного анализатора изображений, включающего оптический микроскоп Nikon Eclipse 50i, видеокамеру Nikon DS-Fi1, преобразователь сигналов Nikon digital sight и компьютер. Для изучения численных и линейных параметров анатомического строения стебля использовалась программа Coolview, а для фотографии изображений – программа NIS-Elements.

Микроскопическое строение стебля галеги восточной постоянно изменяется в онтогенезе [15]. Период максимально динамичного роста приходится на период от стеблевания до начала цветения. В это время происходит активный рост анатомических

структур, которые обеспечивают значительное изменение габитуса растения галеги. К началу цветения в средних частях междоузлий микроструктуры первичной коры и центрального цилиндра достигают своего максимального развития. В это время на препаратах поперечного сечения стебля хорошо идентифицируются гистологические элементы проводящей системы, комплексы основных и механических тканей. Одревесневшие участки анатомического строения стебля имеют утолщенные стенки, инкрустированные лигнином. Гистохимическое окрашивание одревесневших клеточных стенок имеет большое значение для топографического анализа анатомических структур.

Замедление роста наблюдается в период массового цветения растений. В данный момент на уровне клеточного строения происходит активная лигнификация клеточных стенок периферического слоя паренхимы, в результате которой контрастность клеточных различий разных тканей значительно уменьшается. Это объясняет целесообразность отбора образцов для оценки анатомического строения стеблей галеги восточной в фазу бутонизации, начала цветения.

По совокупности всех исследуемых образцов стебель состоял из 7–9 междоузлий и имел длину 80,4–105,3 см. У большинства образцов стебель слагался из 8 междоузлий. Самым коротким из всех междоузлий было первое нижнее ($76,1 \pm 23,4$ мм), характеризующееся максимальной толщиной его стенки ($1,74 \pm 0,23$ мм). При переходе ко второму, а также третьему междоузлиям наблюдается значительное увеличение линейных параметров – длины междоузлий ($167,9 \pm 33,2$ мм; $155,0 \pm 20,5$ мм) и их диаметра ($6,78 \pm 0,30$ мм; $6,20 \pm 0,64$ мм) (табл. 1).

Таблица 1. Морфометрические показатели строения стеблей галеги восточной

№ междоузлия	Длина междоузлия, мм	Диаметр междоузлия, мм	Толщина стенки, мм	Диаметр полости, мм	S выполненности междоузлия, мм ²
1	$76,1 \pm 23,4$	$5,82 \pm 0,59$	$1,74 \pm 0,23$	$2,34 \pm 0,69$	$22,05 \pm 3,81$
2	$167,9 \pm 33,2$	$6,78 \pm 0,30$	$1,24 \pm 0,14$	$4,28 \pm 0,30$	$21,62 \pm 2,88$
3	$155,0 \pm 20,5$	$6,20 \pm 0,64$	$1,06 \pm 0,12$	$4,08 \pm 0,51$	$17,20 \pm 3,48$
4	$125,9 \pm 12,1$	$5,34 \pm 0,64$	$0,97 \pm 0,09$	$3,39 \pm 0,49$	$13,40 \pm 2,91$
5	$105,5 \pm 15,3$	$4,34 \pm 0,89$	$0,83 \pm 0,08$	$2,68 \pm 0,76$	$9,34 \pm 2,89$
6	$95,1 \pm 19,4$	$3,90 \pm 0,64$	$0,74 \pm 0,16$	$2,36 \pm 0,44$	$7,71 \pm 2,38$
7	$104,9 \pm 23,7$	$3,14 \pm 1,09$	$0,64 \pm 0,08$	$1,83 \pm 0,96$	$5,22 \pm 2,47$
8	$106,1 \pm 15,8$	$2,67 \pm 0,42$	$0,60 \pm 0,04$	$1,33 \pm 0,52$	$3,86 \pm 0,81$
9	$83,0 \pm 0,3$	$2,30 \pm 0,42$	$0,55 \pm 0,04$	$1,18 \pm 0,54$	$2,93 \pm 0,65$

Начиная с четвертого междоузлия, наблюдается постепенное уменьшение его длины до последнего подкистевое междоузлия. Аналогичная закономерность отмечена по диаметру стебля на уровне от 4 до верхнего междоузлия. Анализ линейных параметров стебля, длины и диаметра слагающих его междоузлий позволяет характеризовать его пространственную конфигурацию. Стебель галеги восточной имеет веретенообразную форму: резкое, скачкообразное увеличение линейных параметров от первого к второму–третьему междоузлиям с последующим их постепенным уменьшением до верхнего подкистевое междоузлия.

На поперечном сечении стебля галеги восточной выделяется выполненная часть и полость. Не смотря на то, что полость не имеет структурных элементов, ее размеры оказывают сильное влияние на толщину стебля. Проведение линейных гистологических измерений позволило оценить размеры стенки междоузлия и его полости. Первое нижнее междоузлие имело самую утолщенную стенку ($1,74 \pm 0,23$ мм) и наименьшую полость ($2,34 \pm 0,69$ мм) в сравнении с другими междоузлиями. Максимальный диаметр полости ($4,28 \pm 0,30$ мм) отмечен на уровне второго междоузлия. Проведение корреляционного анализа позволило установить высокую степень связи этих показателей с диаметром междоузлия: чем больше толщина стенки и больше диаметр полости, тем больше диаметр междоузлия ($r=0,68-0,76$; $0,83-0,95$) (табл. 2).

Таблица 2. Корреляционная связь морфометрических показателей строения стеблей галеги восточной

	a1	a2	a3	a4
a2	0,26–0,47			
a3	-0,15– -0,03	0,68–0,76		
a4	0,68–0,91	0,83–0,95	0,12–0,30	
a5	0,16–0,32	0,93–0,97	0,80–0,88	0,58–0,74

Примечание: a1 – длина междоузлия; a2 – диаметр междоузлия; a3 – толщина стенки междоузлия; a4 – диаметр полости; a5 – площадь выполненности междоузлия.

Развитие морфологических структур побега происходит параллельно с развитием гистологических зон его междоузлий. Наибольшую площадь выполненности имели нижние первое и второе междоузлия. С увеличением порядкового номера междоузлия наблюдалось уменьшение площади его выполненности. Однако выполненность междоузлия по отношению к полости на уровне 2–7 междоузлия была практически одинаковой (59,7–68,5 %). Это свидетельствует о наличии взаимосвязи между диаметром междоузлия и площадью его выполненности, что подтверждено коэффициентом корреляции $r = 0,93–0,97$. В результате изучения морфометрических параметров строения побега галеги восточной было подтверждено наличие тесной взаимосвязи внешних морфологических признаков строения стебля с его гистологическими структурами.

При рассмотрении анатомического строения стебля на уровне первого междоузлия были выделены следующие гистологические структуры: эпидерма, ткани первичной коры, центрального цилиндра (склеренхима, флоэма, камбий и ксилема) и полость. Склеренхима перециклического происхождения имела сильную степень лигнификации клеточных стенок и располагалась не сплошным единым слоем, а отдельными островными участками. Участки склеренхимы различались по размеру, что подтверждает их одновременность закладки и развития (табл. 3, рис. 1).

Таблица 3. Линейные признаки анатомического строения первого междоузлия стебля

№ п/п	Сортообразец	Кол-во участков СКЛ, шт	Радиальный диаметр СКЛ, мкм	Радиальный диаметр КС, мкм	Тангентальный диаметр ФЛ, мкм	Радиальный диаметр ФЛ, мкм	Площадь флоэмной зоны, мкм ²
1	Нестерка	69	87	301	235	127	27344
2	Полесская	85	110	397	164	154	39510
3	СЭГ-1	78	123	280	195	109	33347
4	СЭГ-2	69	95	326	260	121	49047
5	КВ-Т	66	106	256	197	122	37604

Примечание: СКЛ – склеренхима; КС – ксилема; ФЛ – флоэма.

На уровне первого междоузлия отдельные участки флоэмы трудно различимы, практически сливаются. Флоэмные участки можно диагностировать благодаря наличию над ними отдельных островков склеренхимы перециклического происхождения. Камбий хорошо различим, представлен сплошным слоем, но имеет извилистую форму. В камбиальном слое невозможно различить камбиальные пучковые и межпучковые участки, которые характерны для пучкового типа строения.

Ксилемная зона располагается сплошным слоем. Линейные размеры толщины ксилемы значительно превышают флоэмы и в зависимости от образца составили 256–397 мкм (максимально высокие размеры ксилемы имеют сорт Полесская 397 мкм и образец СЭГ–2 326 мкм). В ксилеме первого нижнего междоузлия преобладают одревесневшая паренхима и одревесневшие волокна в сравнении с небольшим количеством сосудов (рис. 1 б).

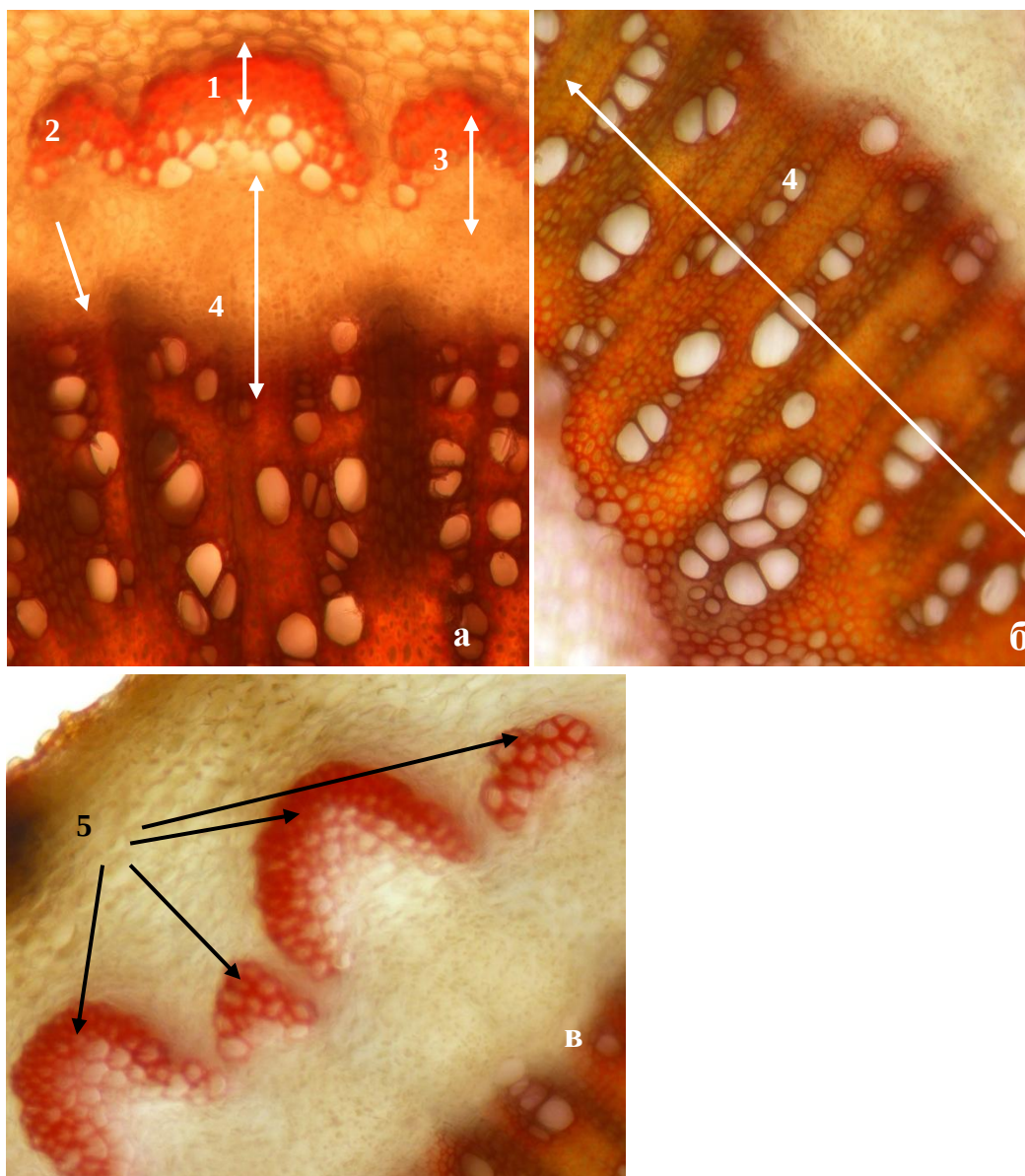


Рис. 1. Анатомическое строение стебля галеги восточной (первое нижнее междоузлие):
а – общий поперечный срез первого междоузлия; б – ксилемная зона; в – надкамбиальная зона; 1 – склеренхима;
2 – камбий; 3 – флоэма; 4 – ксилема; 5 – отдельные участки склеренхимы

Морфолого-метрическая характеристика первого междоузлия подтверждается признаками его анатомического строения [11]. Первое нижнее междоузлие имеет самую утолщенную стенку и наименьшую полость. Именно поэтому нижнее первое междоузлие имеет большое значение в опорной функции стебля. При рассмотрении анатомического строения это подтверждается высокими показателями линейных признаков (табл. 3), анатомическим строением ксилемной зоны и преобладанием лигнифицированных структур.

На уровне второго и последующих междоузлий на поперечном срезе стебля четко распознаваем пучковый тип анатомического строения. Отчетливо различимы пучковый и межпучковый участки камбия. Пучковый камбий формирует вторичные элементы ксилемы и флоэмы (в совокупности открытый коллатеральный проводящий пучок), а межпучковый камбий – паренхиму сердцевинных лучей межпучковой зоны (рис. 2). Паренхима межпучковой зоны, расположенная в ксилемной зоне, характеризуется одревеснением клеточных стенок (склеренхимоподобная паренхима). По мере сформированности междоузлий лигнификация паренхимы сердцевинных лучей ксилемной зоны усиливается. Нижние междоузлия (2–5) имеют высокую степень лигнификации клеток паренхимы, а в верхних последних междоузлиях (6–9) пропитывание клеточных стенок паренхимы лигнином незначительное.

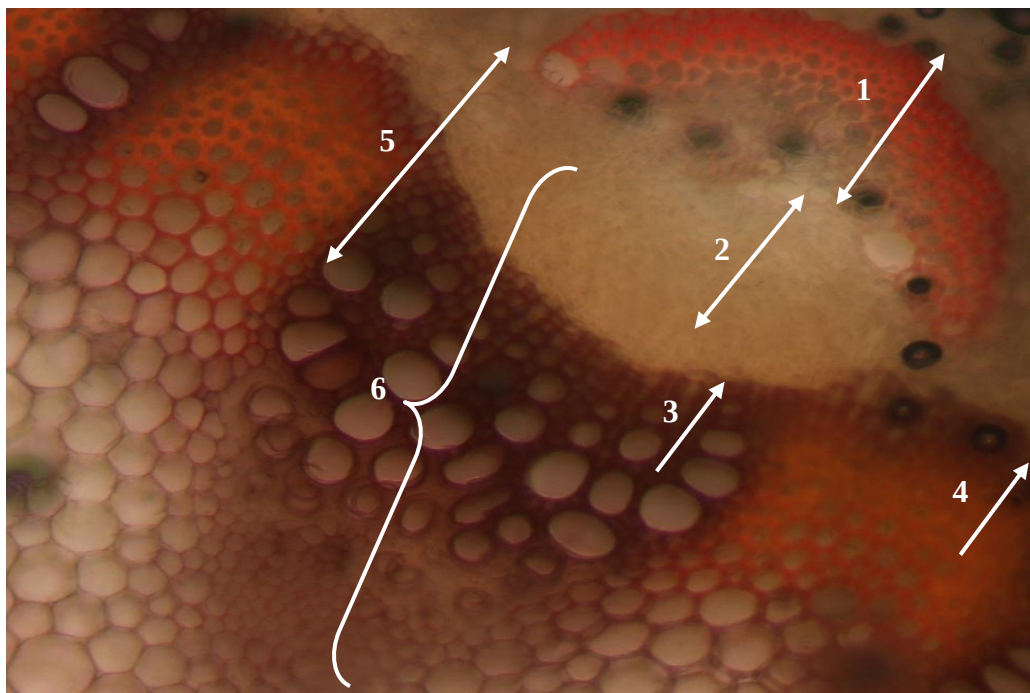


Рис. 2. Анатомическое строение стебля галеги восточной (третье нижнее междоузлие):
 1 – склеренхима; 2 – флоэмная зона проводящего пучка; 3 – пучковый камбий; 4 – межпучковый камбий; 5 – одревесневшая (склеренхимоподобная) паренхима; 6 – ксилемная зона; 2+3+6 – открытый коллатеральный проводящий пучок

Камбиальное кольцо единое, но имеет извилистую конфигурацию. Участки межпучкового камбия обладают различной интенсивностью функционирования. В междоузлиях нижней и средней части стебля (2–7), кроме одревесневшей паренхимы, межпучковый камбий откладывает новые вторичные элементы ксилемы и флоэмы (рис. 3).

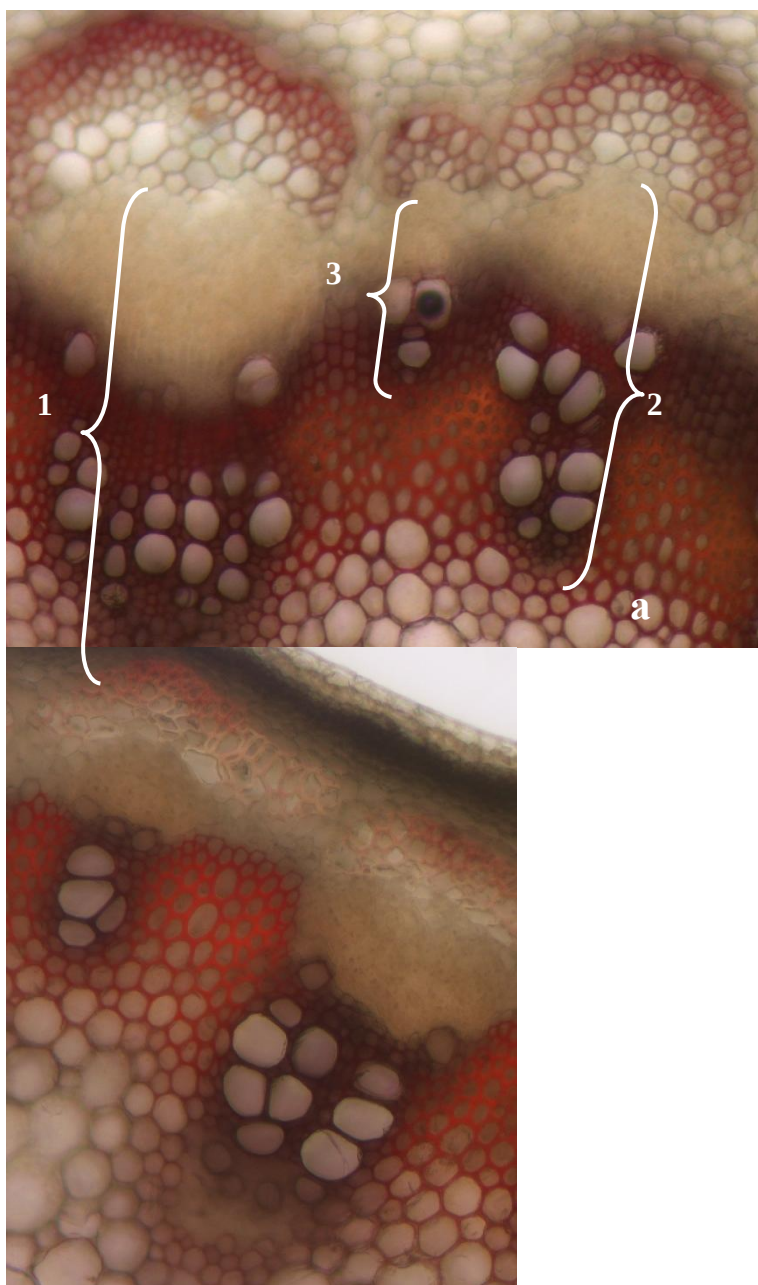


Рис. 3. Анатомическое строение стебля галеги восточной:
а – на уровне второго междоузлия; б – на уровне седьмого междоузлия;
1 – очень крупные; 2 – крупные; 3 – мелкие; 4 – средние проводящие пучки

Благодаря специфичной функциональности межпучкового камбия на уровне 2–7 междоузлий стеблей галеги восточной формируются новые открытые проводящие пучки, включающие только вторичные элементы флоэмы и ксилемы [1]. Эти вновь сформированные проводящие пучки значительно меньше тех проводящих пучков, которые сформированы в результате функционирования пучкового камбия.

Проводящие пучки на уровне определенных междоузлий стебля различаются плотностью расположения относительно друг друга. На поперечном срезе второго нижнего междоузлия в сравнении с первым уже хорошо различимы проводящие пучки. Этому способствует увеличение диаметра междоузлия и площади его выполнения тканями. Однако проводящие пучки располагаются очень плотно, скученно, едва различима зона одревесневшей паренхимы (рис. 3 а). В верхних междоузлиях проводящие пучки четко различимы, располагаются более рыхло (рис. 3 б). В пределах одного стебля галеги восточной, на уровне второго нижнего и в последующих верхних междоузлиях, существует различие по топографии проводящих пучков.

Закключение

Морфологические признаки и параметры строения стебля галеги восточной взаимосвязаны с его гистолого-анатомическими структурами в зависимости от уровня анализируемого междоузлия.

Стебель галеги восточной характеризуется неоднородностью микроскопического строения, что выражается в наличии непучкового типа строения на уровне первого междоузлия и пучкового типа строения на уровне второго и последующих верхних междоузлиях; различий по интенсивности развития проводящей и опорных систем.

Проводящая система стебля галеги на уровне второго и последующих междоузлий представлена открытыми коллатеральными проводящими пучками, которые различаются мерными параметрами и количеством проводящих элементов (сосудов). Опорная система стебля галеги восточной включает отдельные участки склеренхимы переециклического происхождения, одревесневшую паренхиму и ксилемную зону проводящих пучков. Степень проявления механической прочности структур опорной системы зависит от уровня междоузлия.

ЛИТЕРАТУРА

1. Адерихо, Н. О. Особенности анатомического строения галеги восточной / Н. О. Адерихо, О. А. Порхунцова // Технологические аспекты возделывания сельскохозяйственных культур: Мат. научно-практической конф. – Горки: УО БГСХА, 2014. – С. 10–13.
2. Данилов, В. П. Оптимизация приёмов возделывания галеги восточной в условиях лесостепи Западной Сибири / В. П. Данилов, З. Б. Тарасова // Кормопроизводство. – 2006. – № 7. – С. 12–16.
3. Довнар, И. В. Влияние способов снижения твердокаменности у семян козлятника восточного (*Galega orientalis* Lam) на их лабораторную и полевую всхожесть / И. В. Довнар // Сб. ст. науч. Сотрудников и аспирантов. – Минск, 2001. – С. 143–147.
4. Зимин, Т. Ф. Продуктивность растения козлятника восточного в первый год жизни в зависимости от сорта и инокуляции / Т. Ф. Зимин, О. С. Журавлева, И. О. Вознесенский // Миологизация интенсификационных процессов – перспективное направление в земледелии и растениеводстве: материалы конф. – Пушкин: СПб., 2001. – С. 112–114.
5. Никонорова, Т. М. Козлятник восточный в чистых и смешанных посевах при различном уровне минерального питания / Т. М. Никонорова, Г. С. Ярошевич // Проблемы кормопроизводства и пути их решения: сб. науч. Тр. / Ленинградский государственный аграрный университет; редкол.: Л. А. Синякова (гл. ред.) [и др.]. – Ленинград, 1991. – С. 81–86.
6. Кшникаткина, А. Н. Козлятник восточный / А. Н. Кшникаткина. – Пенза, 2001. – 287 с.
7. Лазаревич, С. В. Эволюция анатомического строения стебля пшеницы / С. В. Лазаревич. – Минск, 1999. – 296 с.
8. Ламан, Н. А. Возделывание галеги восточной в смешанных посевах с многолетними злаковыми травами. Типовые технологические процессы. Отраслевой регламент / Н. А. Ламан, В. Н. Прохоров, И. М. Морозова. – Минск: Право и экономика, 2005. – 20 с.
9. Минков, А. Морфологические признаки и биолого-экологические особенности галеги восточной / А. Минков. // Наука / Сельское хозяйство / Семеноводство бобовых трав. – Режим доступа: [HTTPS://MURZIM.RU/NAUKA/SELKOE-HOZJAJSTVO/SEME NOVODSTVO-BOBOVYH-TRAV/27590-MORFOLOGICHESKIE-PRIZNAKI-I-BIOLOGO-EKOLOGICHESKIE-OSOBENNOSTI-GALEGI-VOSTOCHNOY.HTML](https://murzim.ru/NAUKA/SELKOE-HOZJAJSTVO/SEME NOVODSTVO-BOBOVYH-TRAV/27590-MORFOLOGICHESKIE-PRIZNAKI-I-BIOLOGO-EKOLOGICHESKIE-OSOBENNOSTI-GALEGI-VOSTOCHNOY.HTML). – Дата доступа: 07.01.2018.
10. Паушева, З. П. Практикум по цитологии растений / З. П. Паушева. – М.: Агропромиздат, 1988. – С. 61–66.
11. Порхунцова, О. А. Морфометрические показатели строения стеблей галеги восточной / О. А. Порхунцова // Агроэкологические аспекты устойчивого развития АПК: Материалы XII Международной научной конференции. – Брянск: Издательство Брянского ГАУ, 2015. – С. 19–21.
12. Посыпанов, Г. С. Особенности симбиотического аппарата козлятника восточного / Г. С. Посыпанов, В. И. Скоблина, В. Н. Мельников // Биологический азот: тезисы докл. I Всесоюз. науч. конф., 7–8 февраля 1987 г. – Калуга, 1990. – С. 4–5.
13. Прудников, А. Д. Сравнительная оценка сортов козлятника восточного в чистом виде и в составе травосмесей / А. Д. Прудников, А. Г. Лучкин // Кормопроизводство. – 2006. – № 10. – С. 18–20.
14. Савенкова, И. В. Особенности эпидермального комплекса надземной вегетативной сферы козлятника восточного в условиях Северного Казахстана / И. В. Савенкова // Прикладные научные разработки», секция Сельское хозяйство: Растениеводство, селекция и семеноводство // Северо-Казахстанский государственный университет им. М. Козыбаева, Республика Казахстан. – Режим доступа: http://www.rusnauka.com/26_NII_2011/Agricole/5_92303.doc.htm. – Дата доступа: 30.11.2018.
15. Сагирова, Р. А. Онтогенетический морфогенез галеги восточной (*Galega orientalis* Lam.) как перспективного кормового растения / Р. А. Сагирова // с.-х. биология. – 2009. – № 4. – С. 75–80.