

УДК 581.8: 633.367

Н.М. Матусевич¹, М.П. Жигар², Е.К. Антонюк³¹канд. биол. наук, доц. каф. ботаники и экологии*Брестского государственного университета имени А.С. Пушкина*²канд. биол. наук, проф. каф. ботаники и экологии*Брестского государственного университета имени А.С. Пушкина*³магистр биол. наук, ст. преподаватель каф. инженерной экологии и химии*Брестского государственного технического университета*e-mail: botany@brsu.brest.by**СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ МОРФО-АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ
ЧЕРЕШКОВ НЕКОТОРЫХ PRUNOIDEAE**

*Проведено изучение морфо-анатомического строения черешков 6 видов растений подсемейства Prunoideae семейства Rosaceae Juss. В их строении выявлено много общих признаков; отличительных признаков имеется гораздо меньше, и их набор не соответствует уровню самостоятельности рода. Лишь у черемухи обыкновенной (*Padus racemosa* (Lam.) Gilib.) ткани черешка показывают большое отличие от других исследованных сливовых. Полученные данные обсуждаются в связи с существующими системами Prunoideae.*

Введение

Строение листовых черешков уже давно используется в ботанике в качестве систематического признака. Авторы показывают, что анатомия черешка играет значительную роль при определении степени родства внутри семейства, а также между отдельными семействами покрытосеменных растений. Анатомическое строение черешка существенно не меняется при изменении экологических условий, что также повышает значимость этого признака. В литературе отмечается, что наиболее существенной особенностью анатомического строения черешка листа является тип проводящей системы [1; 2], а морфологические формы черешков позволяют выделить более примитивные в эволюционном отношении виды (с цилиндрическими черешками) и более эволюционно продвинутые – с черешками желобчатой формы [3].

Материал и методы исследования

Нами было изучено строение черешков у листьев шести видов растений подсемейства Prunoideae семейства Rosaceae Juss.: сливы домашней (*Prunus domestica* L.), сливы растопыренной (*Prunus divaricata* Ledeb.), вишни обыкновенной (*Cerasus vulgaris* Mill.), абрикоса обыкновенного (*Armeniaca vulgaris* Lam.), миндаля низкого (*Amygdalus nana* L.), черемухи обыкновенной (*Padus racemosa* (Lam.) Gilib.). Весь исследуемый материал был собран в окрестностях г. Бреста.

Выполнение работы предусматривало сбор полевого материала, его фиксацию, изготовление временных препаратов и их анализ. Черешки в пятикратной повторности срезали у верхних листьев с южной стороны растений и фиксировали их в 96 %-ном спирте в течение 10 дней. Затем с использованием лезвия и применением сердцевинки бузины делали поперечные срезы через черешки и готовили временные препараты по общепринятой в анатомии растений методике [4]. Срезы помещали на предметное стекло в каплю глицерина, после чего покрывали их покровным стеклом. Анализ полученных препаратов проводили на световых микроскопах Биолам Р-15, Л-212.

Анатомическое строение черешка сливы домашней (*Prunus domestica* L.)

Черешок имеет округло-желобчатую форму. Снаружи он покрыт однослойной эпидермой, сложенной живыми, плотно сомкнутыми клетками с утолщенной наружной

стенкой. Их внутреннее содержимое имеет коричневую окраску. На поверхности клеток развита толстая кутикула, а на адаксиальной стороне черешка имеются редкие кроющие волоски. Размер эпидермальной ткани составляет $8 \pm 0,24$ мкм.

Под эпидермой расположена механическая ткань колленхима. В ее составе два–четыре слоя клеток. Колленхима округлая. Клетки этой ткани характеризуются неравномерным утолщением оболочек. Размер колленхимы составляет $65 \pm 0,24$ мкм.

Ниже залегает коровая паренхима, состоящая из тонкостенных клеток округлой формы. Внутреннее содержимое одних клеток этой ткани бесцветное, у других клеток оно имеет коричневую окраску, т.е. ткань является гетерогенной по окраске клеточного содержимого. В клетках коровой паренхимы содержатся крупные друзы. Размер ткани составляет $245 \pm 1,05$ мкм.

Проводящая система представлена одним пучком дугообразной формы закрытого коллатерального типа. В составе флоэмы и ксилемы – проводящие и паренхимные элементы. Размер ткани ксилемы – $138 \pm 1,52$ мкм, размер флоэмы – $133 \pm 0,73$ мкм. В составе флоэмы имеется много друз. Они мельче, чем в коровой паренхиме, и располагаются в клетках флоэмной паренхимы в виде радиальных рядов.

Вокруг проводящего пучка имеется кольцо механических тканей. Над флоэмой оно прерывистое, под ксилемой – сплошное, состоит из клеток склеренхимы.

Сердцевина представлена клетками округлой формы с различными размерами их поперечника. Толщина этой ткани составляет $137,2 \pm 1,33$ мкм. Включениями ее клеток являются многочисленные шаровидные друзы и мелкий кристаллический песок, которые в сердцевине располагаются неравномерно.

Анатомическое строение черешка сливы растопыренной (*Prunus divaricata* Ledeb.)

Форма черешка алычи – округло-желобчатая с двумя крыловидными выростами. В составе его имеются эпидерма, механическая ткань колленхима, под которой располагаются коровая паренхима, проводящий пучок с обкладкой из механической ткани склеренхимы, сердцевина.

Эпидерма однослойная, в поперечном сечении ее клетки округлой и прямоугольной формы, с коричневым внутренним содержимым. Кутикула хорошо развита. На адаксиальной стороне черешка имеются одноклеточные кроющие волоски.

Под эпидермой находится колленхима. В ее составе три–четыре слоя клеток, она округлого типа. Размер ткани составляет $71 \pm 0,9$ мкм.

Коровая паренхима, располагающаяся под колленхимой, гетерогенная по окраске: клетки ее внутренних слоев содержат вещества фенольной группы, поэтому имеют коричневую окраску, периферические слои ткани содержат бесцветные клетки. Клетки коровой паренхимы расположены довольно плотно, имеют разные размеры, в них содержатся друзы, особенно многочисленные на абаксиальной стороне черешка. Размер ткани – $261 \pm 1,1$ мкм.

Проводящая система представлена одним проводящим пучком закрытого коллатерального типа. Он довольно крупный, располагается в центре черешка, представлен флоэмой и ксилемой, которые сложены проводящими и паренхимными элементами. В клетках флоэмной паренхимы имеются мелкие друзы.

Проводящий пучок армирован механической тканью склеренхимой, она образует обкладку вокруг проводящего пучка. Над флоэмой оно прерывистое и состоит из групп, которые образуют от одной–двух до пяти–шести клеток. Под ксилемой склеренхима располагается сплошным массивом.

Сердцевина сложена паренхимными клетками со слегка утолщенными оболочками. В ткани находится большое количество друз.

Анатомическое строение черешка вишни обыкновенной (*Cerasus vulgaris* Mill.)

У вишни черешок имеет округло-желобчатую форму.

Эпидермис однослойный, состоит из клеток с округлой формой поперечника. Наружная клеточная стенка утолщенная, на ее поверхности находится толстый слой кутикулы, внутреннее содержимое эпидермальных клеток бесцветное, прозрачное.

Расположенная под эпидермой колленхима округлого типа, в ее составе от трех до шести слоев клеток, так что мощность этой ткани от 70 до 150 мкм.

Коровая паренхима представлена округлыми в поперечном сечении клетками. Ткань гетерогенная по окраске, сложение ее плотное. В клетках имеются друзы, их больше в клетках коровой паренхимы, расположенной на адаксиальной стороне черешка.

Проводящая система представлена тремя пучками закрытого коллатерального типа, один из которых крупный, два других мельче. В составе и флоэмы, и ксилемы – проводящие и паренхимные элементы.

Проводящие пучки армированы склеренхимой. Над флоэмой кольцо ее прерывистое, состоит из отдельных групп по две–четыре клетки склеренхимы, разделенных участками паренхимных клеток. Среди склеренхимы выделяются отдельные клетки своими крупными размерами и темно-окрашенной полостью. Под ксилемой склеренхима имеет вид сплошного массива.

Сердцевина сложена клетками округлой в поперечном сечении формы, с неодинаковыми размерами. В отдельных ее клетках имеются друзы.

Анатомическое строение черешка абрикоса обыкновенного (*Armeniaca vulgaris* Lam.)

Форма черешка округлая, с желобовидной выемкой на адаксиальной стороне. Снаружи он покрыт эпидермой, сложенной одним слоем округлых в поперечном сечении живых мелких клеток, плотно соединенных между собой. На поверхности клеток имеется хорошо развитая кутикула. Размер ткани $11 \pm 0,20$ мкм.

Субэпидермально располагается колленхима округлого типа. Она представлена клетками различного размера в их поперечном сечении, в составе ее два–три слоя клеток на адаксиальной стороне и четыре–пять слоев на абаксиальной стороне черешка. Средний размер этой механической ткани – $60 \pm 0,30$ мкм.

Лежащая под колленхимой коровая паренхима гетерогенная по окраске клеточного содержимого. Она сложена округлыми в поперечном сечении клетками со слегка утолщенными оболочками. Сложение ткани плотное. В некоторых клетках коровой паренхимы располагаются друзы оксалата кальция. Размер этой ткани – $205 \pm 1,21$ мкм.

Проводящая ткань представлена одним пучком. Он коллатеральный, находится в центре черешка. Флоэма и ксилема состоят из проводящих и паренхимных элементов.

Вокруг проводящего пучка развита обкладка из механической ткани склеренхимы. Она прерывистая, образующие ее клетки имеют разные размеры поперечника.

Над флоэмой механическая обкладка состоит из чередующихся групп по две–три склеренхимные клетки, разделенных паренхимой.

Под ксилемой проводящего пучка склеренхима мелкоклетчатая, в ее составе пять–шесть слоев клеток.

В клетках флоэмной паренхимы пучка имеются друзы. Они более мелкие, чем в первичной коре.

Сердцевина сложена паренхимными клетками с утолщенными оболочками. В ее клетках, прилегающих к ксилеме, видны редкие друзы.

Анатомическое строение черешка миндаля низкого (*Amygdalus nana* L.)

Черешок в поперечном сечении имеет округло-угловатую, вытянутую в абаксиально-адаксиальном направлении форму, с неглубокой желобчатой выемкой на адаксиальной стороне.

Снаружи он покрыт эпидермой. Она состоит из одного слоя плотно соединенных между собой клеток, имеющих в поперечном сечении округлую форму. На поверхности ткани развита толстая кутикула, так что внешняя стенка с кутикулой достигает $13,0 \pm 0,21$ мкм. Эпидермальные клетки адаксиальной стороны черешка более крупные, чем на абаксиальной стороне.

Колленхима, расположенная ниже, округлого, местами, на адаксиальной стороне, пластинчатого типа. В ее составе насчитывается два–семь слоев живых клеток. На адаксиальной стороне черешка они более крупных размеров и в меньшем числе слоев (до двух), на абаксиальной стороне их до семи слоев. Размер ткани – $89 \pm 0,32$ мкм.

Под колленхимой располагается коровая паренхима. Она гетерогенная по окраске клеточного содержимого. Клетки живые, тонкостенные, отличаются размером поперечника. В некоторых клетках располагаются кристаллы оксалата кальция, представленные друзами. Размер участка ткани – $220 \pm 1,4$ мкм.

Проводящая ткань представлена одним пучком закрытого коллатерального типа, он находится в центре черешка. В составе ксилемы и флоэмы – проводящие и паренхимные элементы.

Пучок армирован склеренхимой. Над флоэмой она прерывистая, состоит из мелких (две–шесть клеток) групп клеток с равномерно утолщенными оболочками и расположенными между ними клетками паренхимы. Склеренхима под ксилемой в виде сплошного слоя, клетки ее мельче, чем над флоэмой. В составе склеренхимы пять–шесть слоев клеток, размер ее – $21 \pm 0,20$ мкм.

Сердцевина представлена паренхимными клетками с тонкими оболочками. В некоторых из них содержатся кристаллы оксалата кальция, представленные друзами. Размер ткани составляет $163,1 \pm 0,94$ мкм.

Анатомическое строение черешка черемухи обыкновенной (*Padus racemosa* (Lam.) Gilib.)

Черешок черемухи обыкновенной имеет округлую, вытянутую в абаксиально-адаксиальном направлении форму, с глубокой желобчатой выемкой на адаксиальной стороне.

Снаружи черешок покрыт эпидермой. Она состоит из одного слоя плотно соединенных между собой клеток, которые в поперечном сечении имеют округлую форму и разные размеры поперечника. Снаружи клетки покрыты толстой кутикулой.

Субэпидермально расположена колленхима пластинчатого, а в некоторых местах округлого типа. В ее составе три слоя клеток, толщина ткани – $112 \pm 0,3$ мкм.

Под колленхимой находится коровая паренхима. Она гомогенная, сложение ее плотное, без межклетников. Внутреннее содержимое клеток прозрачное, клеточные оболочки тонкие. В ткани находится много кристаллов. Преобладающей формой их является призматическая. Иногда в одной клетке могут располагаться несколько таких кристаллов. Имеются также редкие друзы.

Проводящая система представлена тремя пучками. Они закрытые, коллатеральные. Крупный пучок располагается в центре черешка, в двух крыловидных выростах находится по одному пучку более мелкого размера. Флоэма и ксилема, образующие проводящие пучки, состоят из проводящих и паренхимных элементов. В клетках флоэмной паренхимы встречаются мелкие друзы. Армирование проводящего пучка очень слабое или отсутствует вовсе.

Сердцевина сложена мелкими паренхимными клетками, часть которых имеет бесцветное содержимое, часть – окрашенное. В ткани встречаются редкие друзы и кристаллы ромбической формы.

Заклучение

До сих пор нет общепринятого ответа на вопрос, сколько родов входит в состав подсемейства Сливовые (*Prunoideae*).

В. Фоке объединяет сливу (*Prunus* L.), миндаль (*Amygdalus* (L.) Focke), абрикос и персик (*Armeniaca* Scop.), вишню и черешню (*Cerasus* (Mill.) Focke), черемуху (*Padus* (Mill.) Focke) в один род *Prunus* L. [5].

Г. Шульце-Менц выделяет в подсемействе род *Prunus* L. и род *Amygdalus* (L.) Focke [6]. В.Н. Гладкова считает, что в подсемействе имеется от пяти–семи до одиннадцати–двенадцати родов и свыше 400 видов [7].

Дж. Хатчинсон понимает род *Prunus* L. достаточно широко, но все же признает самостоятельность родов *Padus*, *Laurocerasus* и *Pyrgeum* [8].

К. Калькман считает, что в подсемействе *Prunoideae* – «не больше, чем один род *Prunus*». Более приемлемым в составе этого рода он полагает наличие пяти подродов: *Prunus* (L.), *Amygdalus* (L.) Focke, *Cerasus* (Mill.) Focke, *Padus* (Mill.) Focke и *Laurocerasus* (Tourn. ex Duhamel) Rehd [9].

А.Л. Тахтаджян выделил в *Prunoideae* трибу *Amygdaleae* с родами *Padus*, *Cerasus*, *Prunus*, *Armeniaca*, *Amygdalus*, *Laurocerasus* [10].

Для решения вопросов систематики ботаники чаще используют данные хромосомных чисел, морфологического строения цветков и плодов. Однако все шире применяются ими данные анатомических исследований вегетативных органов, поскольку анатомические признаки более консервативны, содержат много информации, и их использование позволяет более обоснованно судить о родственных связях тех или иных таксонов.

В анатомическом строении черешков изученных нами Сливовых было выявлено много общих черт. У всех представителей сходна форма эпидермальных клеток в поперечном их сечении, имеется на поверхности толстая кутикула (за исключением *Padus*), колленхима округлого типа. Паренхима первичной коры, за исключением *Padus*, гетерогенного типа по окраске внутреннего клеточного содержимого, в некоторых ее клетках имеются вещества, вероятно, фенольной группы, окрашенные в светло-коричневый цвет, а большинство клеток с бесцветным содержимым. В этой ткани наблюдается высокое содержание кристаллов оксалата кальция в форме друз. У черешка черемухи, кроме друз, имеются также кристаллы призматической формы. Их в этой ткани так много, что можно считать призматические по форме кристаллы преобладающими в коровой паренхиме.

Вокруг проводящих пучков имеется обкладка из механической ткани склеренхимы; она прерывистая, состоит из небольших групп волокон и участков паренхимных клеток, расположенных между ними. У черемухи обыкновенной армирование проводящего пучка отсутствует. Проводящая ткань пучкового типа. Пучок закрытый, коллатеральный, располагается в центре черешка. У большинства видов в черешке имеется один пучок, у черемухи и вишни их три.

В составе флоэмы и ксилемы – проводящие и паренхимные элементы, механических элементов нет. В клетках флоэмной паренхимы находятся мелкие друзы. Друзы имеются также в сердцевине черешков. У черемухи обыкновенной в этой ткани наряду с друзами присутствуют также кристаллы ромбовидной формы.

Форма черешка у изученных сливовых округлая, с желобчатой выемкой различной глубины на его адаксиальной стороне, а у алычи черешок имеет два крыловидных выроста.

Выявленные отличия в структуре черешков так малочисленны, что не соответствуют уровню самостоятельности рода. Поэтому по признакам строения черешка изученных сливовых можно согласиться с авторами тех систем *Prunoideae*, которые выделяют в этом подсемействе только один род *Prunus*, в состав которого включают *Amygdalus*, *Cerasus*, *Armeniaca*, *Laurocerasus*, *Padus*.

Черешок *Padus racemose* (Lam.) Gilib., однако, отличается по строению от других сливовых: у него гомогенная по окраске коровая паренхима, в клетках этой ткани развиты кристаллы призматической формы, для него характерно наличие трех проводящих пучков и отсутствие у них их армирования, присутствие в сердцевине наряду с друзами кристаллов в форме ромбов. Желобчатая выемка на адаксиальной стороне черешка у этого вида гораздо глубже, чем у других изученных нами видов. Эти данные больше согласуются с системой Дж. Хатчинсона, который, хотя и понимал род *Prunus* довольно широко, однако признавал самостоятельность рода *Padus*.

Кроме *Padus*, мы отметили наличие трех проводящих пучков также в черешке вишни *Cerasus vulgaris* Mill. Этот факт объясняют результаты комплексного исследования, проведенного Е.А. Соколовой [11]. Ею были изучены анатомическое строение листовой пластинки, стебля, перикарпия плода, морфологические особенности пыльцы сливовых. Выявленные отличия автор объясняет тем, что подсемейство *Prunoideae* имеет сложное полифилетическое происхождение, современные роды его берут начало от различных филогенетически более старых родов. По ее мнению, это подсемейство состоит из двух основных эволюционных ветвей: первая – *Prunus*, *Armeniaca*, *Amygdalus*, *Persica*, вторая – *Padus*, *Cerasus*, *Louiseania*. Этим, вероятно, и можно объяснить некоторое сходство в строении проводящей системы черешков *Padus* и *Cerasus*, в частности одинаковое число в них проводящих пучков. Также, по мнению автора, можно признать и много признаков, сближающих *Armeniaca* и *Amygdalus* с родом *Prunus*.

Таким образом, проведенное изучение строения листовых черешков у некоторых сливовых выявило у них много общих признаков. Отличительных признаков гораздо меньше, и их набор не соответствует рангу самостоятельного рода. Лишь в черешке черемухи обыкновенной их гораздо больше. Поэтому, опираясь на данные анатомического строения черешка, логично согласиться с авторами тех систем *Prunoideae*, которые включают в подсемейство род *Prunus*, понимая его широко, а также род *Padus*, признавая его самостоятельность наряду с *Prunus*.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Борисова, У. Ф. Анатомическое строение черешка листа некоторых видов люпина / У. Ф. Борисова // Ботаника (исследования) : сб. науч. тр. – Минск, 1975. – Вып. 17. – С. 192–195.
2. Трифонова, В. И. Сравнительно-анатомическое исследование черешка некоторых представителей родов *Eriocapitella* и *Anemone* (секция *Sylvia* и *Anemone*, *Ranunculaceae*) вяза с их систематикой / В. И. Трифонова, И. Г. Зубкова // Ботан. журн. – 1990. – Т. 75, № 1. – С. 3–16.
3. Лучков, А. И. К морфоанатомической характеристике черешков листьев представителей рода *Acer* L. / А. И. Лучков, Т. Ф. Дерюгина // Ботаника (исследования) : сб. науч. тр. – Минск, 1990. – Вып. 30. – С. 192–196.
4. Прозина, М. В. Ботаническая микротехника / М. В. Прозина. – М. : Высш. шк., 1960. – 206 с.
5. Focke, W. O. *Rosaceae* / W. O. Focke // *Die natürlichen Pflanzenfamilien* / A. Engler, K. Prantl. – Leipzig, 1894. – Т. 3, Abt. 3. – S. 1–61.

6. Schulze-Menz, G. K. Rosaceae / G. K. Schulze-Menz // Engler Syllabus der Pflanzenfamilien. – 1964. – Bd. 2. – S. 209–218.
7. Гладкова, В. Н. Порядок Розовые или Розоцветные (Rosales) / В. Н. Гладкова // Жизнь растений : в 6 т. / редкол.: А. Л. Тахтаджян (гл. ред.) [и др.]. – М. : Просвещение, 1964–1982. – Т. 5 : в 2 ч. – 1980–1981. – Ч. 2. – 1981. – С. 175–189.
8. Hutchinson, J. / The genera of Flowering Plants / J. Hutchinson. – Oxford : Clarendon Press, 1964. – P. 516.
9. Kalkman, C. Rosaceae / C. Kalkman // The Families and Genera of Vascular Plants. – Springer, 2004. – P. 343–386.
10. Takhtajan, A. Diversity and classification of flowering plants / A. Takhtajan. – New York, 1997. – 643 p.
11. Соколова, Е. А. Значение анатомических признаков для систематики представителей подсемейства Prunoideae (Rosaceae) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 03.00.05 / Е. А. Соколова, Ботан. ин-т им. В. Л. Комарова. – СПб, 2000. – 32 с.

Рукапіс паступіў у рэдакцыю 01.03.2018

Matusевич N.M., Zhigar M.P., Antonyuk E.K. Comparative Study of Morphoanatomic Structure of Cherries of Some PRUNOIDEAE

*Studies of the morphoanatomical structure of the petioles of 6 plant species of the subfamily Prunoideae of the Rosaceae Juss family have been carried out. Many common features have been revealed, there are much fewer distinctive features in their structure, and their collection does not correspond to the level of the autonomy of the genus. Only in bird cherry (*Padus racemosa* (Lam.) Gilib.), Stalk tissues show a great difference from other investigated Plumaceae. The data obtained are discussed in connection with the existing Prunoideae systems.*