



УДК 581.8: 633.367

Н.М. Матусевич¹, М.П. Жигар²

¹канд. биол. наук, доц., зав. каф. ботаники и экологии
Брестского государственного университета имени А.С. Пушкина
²канд. биол. наук, профессор каф. ботаники и экологии
Брестского государственного университета имени А.С. Пушкина

ОТЛИЧИТЕЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ ЧЕРЕШКОВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ЛЮПИНА

В статье представлены данные анатомического исследования черешков трех видов люпина (Lupinus L.). Полученные результаты используются для выявления более примитивных и эволюционно продвинутых видов в роде люпин.

Введение

Черешок выполняет роль посредника между стеблем и листовой пластинкой, прикрепляя лист к стеблю. Он выполняет проводящую и механическую функции, служит органом ориентации листа по отношению к солнцу, способствует ослаблению ударов по листовой пластинке дождя, ветра, града. В анатомическом строении он показывает большое сходство со стеблем растения, включая в себя большое количество тканей. Снаружи черешок покрыт первичной покровной тканью – эпидермисом [1; 2]. Он защищает черешок от неблагоприятных внешних факторов, участвует в паро- и газообмене. Кроме того, эпидермис может принимать участие в восприятии раздражений, в выделении некоторых веществ. Эпидермис является сложной тканью, включая в себя основные эпидермальные клетки, устьичный комплекс, разнообразные выросты – трихомы.

Субэпидермально в черешке обычно залегает колленхима. Это механическая ткань, отличающаяся наличием живого клеточного содержимого и несильным утолщением клеточной оболочки. В зависимости от характера утолщения стенок различают уголковую, пластинчатую, рыхлую и округлую колленхиму [3]. Помимо колленхимы в черешках встречается и другой тип механической ткани – склеренхима. Она представлена толстостенными, плотно прилегающими одна к другой прозенхимными клетками, иногда очень большой длины, с одревесневшими в разной степени клеточными оболочками. Склеренхима находится в виде отдельных тяжей из склеренхимных клеток в основной ткани, сплошных цилиндров из склеренхимной ткани, а также в виде склеренхимных обкладок, армирующих проводящие пучки. Волокна склеренхимы (лубяные, древесинные) могут также встречаться в составе проводящих тканей флоэмы и ксилемы.

Флоэма и ксилема обеспечивают проведение в органах растений тока воды и минеральных веществ в восходящем направлении (ксилема) и тока растворов органических веществ, образованных в результате фотосинтеза (флоэма). Обе ткани являются сложными, состоящими из нескольких типов клеток: проводящих, паренхимных, механических [1].

Тип проводящей системы является наиболее существенным признаком анатомического строения черешка. Основным направлением структурной эволюции черешка является дезинтеграция кольца проводящей ткани, начиная от сплошного массива вторичной ксилемы, образующей замкнутое кольцо, и кончая полной разобщенностью проводящих пучков. Постепенный переход замкнутой проводящей системы в дискрет-



ную хорошо известен для стебля, он характерен и для черешка. С типом проводящей системы обычно связаны и морфологические особенности его [2].

Значительную часть черешка составляет паренхимная ткань. Основные функции этой ткани связаны с синтезом и запасанием органических веществ. Клетки ее не теряют способности к делению и могут возвращаться к меристематическому состоянию.

Объекты и методы исследования

Для сравнительного анатомического изучения черешков были отобраны 3 вида люпина: люпин многолистный (*Lupinus polyphyllus* Lindl), люпин белый (*Lupinus albus* L.), люпин узколистый (*Lupinus angustifolius* L.). Выполнение работы предусматривало сбор полевого материала, его фиксацию, изготовление временных препаратов и их анализ.

Черешки брали у нижних листьев с трех экземпляров растений каждого вида люпина, растущих на территории агробиологического Центра учреждения образования «Брестский государственный университет имени А.С. Пушкина» и в окрестностях г. Бреста в период цветения. Черешки фиксировали в 96%-ном спирте в течение 5–7 дней. Затем через среднюю часть черешка готовили поперечные срезы с применением лезвия и сердцевины бузины. Срезы помещали в глицерин, покрывали покровным стеклом. Часть срезов окрашивали сафранином и нильским синим. Подготовленные препараты анализировали в световых микроскопах Биолам Р-15, Л-212.

Результаты исследования

Для черешка люпина белого (*Lupinus albus* L.) характерной является овальная форма его поперечного сечения. Снаружи черешок покрыт эпидермой. Это однослойная ткань, состоящая из овальных и слегка вытянутых в антиклинальном направлении живых клеток. Наружная оболочка их слегка утолщена, сверху имеется слой кутикулы. Под эпидермой расположена механическая ткань колленхима. В ее состав входит один, местами два слоя клеток, они содержат хлоропласты. Тангенциальные оболочки клеток этой ткани утолщены, радиальные – тонкие, т.е. колленхима пластинчатого типа.

Коровая паренхима сложена 4–5 слоями клеток, имеющих в поперечном сечении округлую форму. Размеры клеток неодинаковые. Ткань сложена довольно плотно, межклетники имеют незначительные размеры. Наружный слой ее клеток содержит много хлоропластов, содержимое остальных слоев прозрачное.

Проводящая система имеет пучковое строение и представлена 5-ю крупными пучками, 23-мя средних размеров и 12 мелкими коллатеральными пучками, которые расположены в виде сплошного кольца. Над флоэмой пучка склеренхима образует склеренхимное влагалище. Оно имеет вид «шапочки» из 3–6 слоев клеток с равномерно и несильно утолщенными оболочками. В крупных пучках из прокамбия образуется камбий, и они становятся открытыми, пучки средних и мелких размеров закрытого типа.

Меристематическая активность охватывает также клетки межпучковой паренхимы, причем камбий здесь образует только элементы вторичной ксилемы. При этом раньше идет формирование проводящих элементов на абаксиальной, а затем – на адаксиальной стороне черешка. Кроме того, клетки межпучковой паренхимы склерифицируются, эта ткань соединяет проводящие пучки, образуется «ложное кольцо».

Клетки сердцевины отличаются крупными размерами, тонкими оболочками, прозрачным внутренним содержимым, округлой формой поперечника. В сложении этой ткани наблюдаются небольшие межклетники.



Форма поперечного сечения черешка люпина узколистного (*Lupinus angustifolius* L.) желобчатая. Снаружи он также покрыт однослойной эпидермой, которая сложена овальными в поперечном сечении живыми клетками с утолщенной наружной оболочкой и слоем кутикулы. Характерно развитие одноклеточных кроющих волосков разной длины.

Субэпидермально залегает колленхима округлого типа. Она состоит из двух слоев клеток с неравномерно утолщенными тангентальными и радиальными стенками. Ее клетки содержат хлоропласты, в некоторых клетках находятся танины и окраска их внутреннего содержимого темная.

Коровая паренхима представлена плотно расположенными клетками овальной, округлой и многоугольной формы различных размеров. Внешний ее слой содержит хлоропласты. В составе коровой паренхимы 4–5 слоев клеток.

В отличие от предыдущего вида проводящая система у люпина узколистного имеет пучковое строение и представлена 7 крупными и 20 мелкими коллатеральными пучками, которые расположены в виде истинного кольца. Над флоэмой пучков располагается склеренхимное влагилице в виде узкой полосы, составленной 3–4 слоями клеток с равномерно утолщенными оболочками. Проводящие пучки отделены друг от друга участками паренхимной ткани из тонкостенных клеток.

Сердцевина включает в себя клетки округлой и округло-волнистой формы различных размеров с прозрачным внутренним содержимым.

Форма поперечного сечения черешка люпина многолистного (*Lupinus polyphyllus* Lindl) округлая. Снаружи черешок покрыт однослойной эпидермой, которая представлена округло-квадратными в поперечном сечении живыми клетками с утолщенной наружной оболочкой и кутикулой. Имеются многоклеточные кроющие волоски различной длины. Колленхима однослойная, пластинчатого типа, в ее клетках содержатся хлоропласты.

Коровая паренхима имеет в своем составе до 6 слоев клеток округлой и овальной формы, расположенных плотно. Клетки самого внешнего слоя этой ткани содержат хлоропласты.

Проводящая система черешка имеет пучковое строение и содержит 3 крупных, 18 средних и 12 мелких коллатеральных пучков, которые расположены в виде сплошного «ложного» кольца. Межпучковые участки состоят из волокон склеренхимы, среди которых единично встречаются сосуды ксилемы.

Проводящие пучки армированы склеренхимой. Над флоэмой склеренхима образует склеренхимное влагилице, которое имеет вид полосы из 4–5 слоев клеток с равномерно и несильно утолщенными оболочками. Межпучковые участки состоят из волокон склеренхимы, среди которых единично встречаются сосуды ксилемы.

Сердцевина включает в себя клетки округлой и округло-волнистой формы различных размеров с тонкими оболочками.

Заключение

Сравнительно-анатомическое изучение черешков *Lupinus polyphyllus* Lindl, *Lupinus albus* L. и *Lupinus angustifolius* L. показало большое сходство в тканевом составе и в топографии их тканей. Начиная с периферии черешка здесь имеются следующие ткани: эпидерма, механическая ткань колленхима, коровая паренхима, проводящие пучки, сердцевина.



Эпидерма у всех изученных видов однослойная. Оболочки ее клеток не достигают большой толщины, более утолщена наружная тангенциальная стенка у эпидермальных клеток черешка люпина узколистного и люпина многолистного. Кутикула у всех видов тонкая. В эпидерме люпина узколистного и люпина многолистного развиты волоски. У обоих видов они кроющего типа, но у люпина узколистного они одноклеточные, у люпина многолистного – многоклеточные. У люпина белого трихом нет. В.И. Бойко для семейства Вересковых, Н.М. Матусевич для семейства Розоцветных указали, что наличие трихом, их типы являются важным диагностическим признаком [5; 6].

Степень развития колленхимы у изученных видов неодинакова: у люпина многолистного она однослойная, у люпина белого – однослойная, но местами двуслойная, у люпина узколистного эта ткань представлена двумя слоями клеток. Наши данные не совпадают с данными У.Ф. Борисовой, которая у видов люпина американского происхождения отмечает трехслойную колленхиму, связывая степень развития этой ткани с происхождением люпина [2]. В наших исследованиях у видов средиземноморского происхождения (*Lupinus albus* и *Lupinus angustifolius*) 1–2-слойная колленхима, у *Lupinus polyphyllus* (из Северной Америки) в черешке отмечен 1 слой колленхимы. Нет корреляции и между степенью развития колленхимы и числом листочков пальчато-сложного листа у изученных видов люпина. У средиземноморских видов люпина белого 5 листочков, у люпина узколистного – 5–9; у американского люпина многолистного в листе 13–15 листочков.

Коровая паренхима в черешках слагается из 4–6 слоев клеток. У всех трех видов первый (наружный) слой этой ткани в своих клетках содержит много хлоропластов.

Степень армирования проводящих пучков различная. Склеренхимное влагалище над флоэмой развито либо в виде узкой полосы толщиной до 3–4 слоев клеток склеренхимы (у люпина узколистного и люпина многолистного), либо имеет «шапковидные» очертания и включает до 7 слоев клеток склеренхимы (у люпина белого).

Наиболее существенным признаком анатомического строения черешка листа является тип проводящей системы [7; 8]. По типу строения ее можно судить об эволюционной продвинутости растений [2; 4]. По данным Н.А. Анели (цит. по [2]), основным направлением структурной эволюции черешка является дезинтеграция кольца проводящей ткани начиная от сплошного массива вторичной ксилемы, образующей замкнутое кольцо, и кончая полной разобщенностью проводящих пучков. А.Л. Тахтаджян утверждал, что наиболее продвинутым типом проводящей системы черешка следует признать дискретный, где отдельные проводящие пучки окружены в паренхиму, а наиболее примитивным – кольцевую структуру [4]. В этом отношении представители рода *Lupinus* L. исследованы слабо.

У изученных нами видов проводящая система сложена коллатеральными пучками в различных количествах и размерах. Так, у *Lupinus albus* в средней части черешка 5 крупных, 23 пучка среднего размера и 12 мелких пучков, которые расположены в виде сплошного кольца. У *Lupinus polyphyllus* 3 крупных пучка, 18 среднего размера и 12 мелких пучков также образуют сплошное кольцо. У *Lupinus angustifolius* проводящая система черешка включает 7 крупных и 20 мелких, расположенных по кольцу, но оно не сплошное, а проводящие пучки отделены друг от друга участками паренхимной ткани. Среди этих пучков в черешке многие авторы выделяют основные и блуждающие пучки. Основные связаны с проводящей системой стебля, а блуждающие не имеют определенной закономерности следования: они либо сливаются с основными, либо исчезают [2]. У люпина белого и люпина многолистного проводящие пучки соединены ме-



жду собой одревесневшей межпучковой паренхимой, образуя «ложное» кольцо. У люпина узколистного – дискретный тип проводящей системы. Кроме того, существует мнение, что цилиндрические черешки присущи видам более примитивным в эволюционном отношении, а желобчатая форма черешка свойственна эволюционно более продвинутому виду [9].

Различия между изученными видами люпина в строении их черешков свидетельствуют о видовой специфичности и дают основание для заключения о разных уровнях их эволюционной продвинутости. Более совершенным видом на основании признаков строения черешка (желобчатая форма черешка, дискретный тип проводящей системы) является *Lupinus angustifolius*, а два других вида (*Lupinus polyphyllus* и *Lupinus albus*) показывают более примитивные признаки строения черешка.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Борисова, У. Ф. Анатомическое строение черешка листа некоторых видов люпина / У. Ф. Борисова // Ботаника: исследования. – Минск, 1975. – Вып. 17. – С. 192–195.
2. Бавтуто, Г. А. Атлас по анатомии растений : учеб. пособие для вузов / Г. А. Бавтуто, В. М. Еремин, М. П. Жигар. – Минск : Ураджай, 2001. – 146 с.
3. Бавтуто, Г. А. Ботаника. Морфология и анатомия растений / Г. А. Бавтуто, В. М. Еремин. – Минск : Выш. шк., 1997. – 375 с.
4. Тахтаджян, А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных / А. Л. Тахтаджян. – М. ; Л., 1964. – 439 с.
5. Бойко, В. И. Анатомическое строение коры видов семейства Ericaceae D. С. : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.05 / В. И. Бойко. – Воронеж, 1996. – 26 с.
6. Матусевич, Н. М. Таксономический анализ древесных представителей семейства Rosaceae по признакам анатомической структуры коры их однолетних стеблей : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 00.03.05 / Н. М. Матусевич. – Минск, 2005. – 21 с.
7. Халимов, И. И. Сравнительно-анатомическое исследование черешка представителей рода *Crambe* (Brassicaceae) в связи с его систематикой и филогенией / И. И. Халимов, В. И. Трифонова // Ботан. журн. – 1992. – Т. 77, № 1. – С. 33–44.
8. Трифонова, В. И. Сравнительно-анатомическое исследование черешка некоторых представителей родов *Eriogonum* и *Anemone* (секция *Sylvia* и *Anemone*, Ranunculaceae) в связи с их систематикой / В. И. Трифонова, И. Г. Зубкова // Ботан. журн. – 1990. – Т. 75, № 1. – С. 3–16.
9. Лучков, А. И. К морфоанатомической характеристике черешков листьев представителей рода *Acer* L. / А. И. Лучков, Т. Ф. Дерюгина // Ботаника: исследования. – Минск, 1990. – Вып. 30. – С. 192–196.

Рукапіс паступіў у рэдакцыю 01.09.2015

Matusevich N.M., Zhigar M.P. Features Structure Petioles Certain Lupin

*The article presents the anatomical study stalks three species of lupine (*Lupinus* L.). The results are used to identify the more primitive and evolutionarily advanced species in the genus lupine.*