

УДК 581.824

Н.В. Шкуратова

канд. биол. наук, доц. каф. ботаники и экологии
Брестского государственного университета имени А.С. Пушкина
e-mail: botany@brsu.brest.by

АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ КОРЫ ОДНОЛЕТНИХ СТЕБЛЕЙ ДРЕВЕСНЫХ ЭКЗОТОВ СЕМЕЙСТВА *FABACEAE* LINDL., КУЛЬТИВИРУЕМЫХ В БЕЛАРУСИ

Рассматриваются результаты сравнительного изучения анатомии коры однолетних стеблей семи древесных видов семейства *Fabaceae* Lindl. Методика работы общепринятая в анатомии растений. Специфические черты анатомического строения коры установлены в гистологическом составе и топографии тканей, характере заложения феллогена, структуре эпидермы и перидермы, размещении колленхимы, структуре кольца первичных механических элементов, составе вторичной флоэмы и лучей. Выявлены комплексы анатомических признаков, которые можно использовать для диагностики на уровне вида.

Введение

За последние десятилетия проведены значительные исследования в области изучения анатомического строения вегетативных органов, однако число крупных таксонов, структура которых известна с большей или меньшей полнотой, остается недостаточным [1–5]. Семейство *Fabaceae* Lindl. характеризуется многообразием жизненных форм его представителей. Анализ литературных источников показал, что в исследования анатомии вегетативных органов семейства были вовлечены либо отдельные древесные, либо травянистые виды [6–10]. Обширные системные исследования представителей семейства проводились только на предмет анализа древесины [11]. Однако ряд исследователей считают, что ксилему в диагностике растений можно использовать только до ранга рода. При этом сложный гистологический состав, многообразие признаков коры и их сочетаний позволяет установить различия на видовом уровне и вычленить большое количество диагностических признаков [1–3; 5]. На отдельных примерах показано, что наиболее информативной с точки зрения анатомической диагностики и таксономии у древесных пород является кора однолетних стеблей [6].

Цель работы – сравнительное изучение анатомических особенностей строения коры однолетних стеблей древесных экзотов семейства *Fabaceae* Lindl., которые культивируются в Беларуси.

Материалы и методы исследования

Объектами исследования послужили семь видов семейства *Fabaceae* Lindl.: *Gleditschia triacanthos* L., *Sophora japonica* L., *Robinia pseudoacacia* L., *Amorfa fruticosa* L., *Caragana arborescens* Lam., *Caragana frutex* L., *Colutea orientalis* Mill. Из перечисленных видов *Gleditschia triacanthos* представляет подсемейство *Caesalpinoideae* (триба *Caesalpinieae*), остальные виды относятся к подсемейству *Papilionoideae*, к трибам *Sophoreae* (*Sophora japonica*), *Robinieae* (*Robinia pseudoacacia*), *Amorpheae* (*Amorfa fruticosa*), *Galegeae* (*Caragana arborescens*, *Caragana frutex*, *Colutea orientalis*) [12].

С точки зрения жизненной формы *Gleditschia triacanthos*, *Sophora japonica*, *Robinia pseudoacacia* являются деревьями, виды *Amorfa fruticosa*, *Caragana arborescens*, *Caragana frutex* и *Colutea orientalis* – кустарники.

Из состава вовлеченных в исследование видов семейства *Fabaceae* в культуре широко распространены виды *Robinia pseudoacacia*, *Caragana arborescens*, *Amorfa fruticosa*. Кроме того, *Robinia pseudoacacia* широко расселилась на территории респуб-

лики и находится в ранге инвазивного вида. Остальные виды на территории Беларуси в культуре встречаются редко и находят на сегодняшний день ограниченное применение.

Материалом для анализа послужила кора однолетних стеблей. Образцы однолетних стеблей собрали с модельных особей, культивируемых в отделе агоробиологии Центра экологии БрГУ имени А.С. Пушкина. Материал фиксировали в смеси этанола и глицерина. Из зафиксированных образцов стеблей указанных видов на санном микро-томе с замораживающим столиком изготавливали поперечные и продольные срезы толщиной 10–25 мкм. Срезы окрашивали регрессивным способом, поместив в спиртовые растворы сафранина (1 %-ный спиртовой раствор) и нильского синего (насыщенный раствор), подвергали дегидратации в спиртах разной концентрации. На следующем этапе срезы обрабатывали карбол-ксилолом и ксилолом, после чего помещали в канадский бальзам. Таким образом, методика изготовления постоянных препаратов была общепринятой в анатомии растений [13]. Анатомический анализ исследуемых объектов осуществляли на световых микроскопах «Биолам Р-15» и «Микмед-5». Измерения структур проводили с применением винтового окуляр-микрометра МОВ-1-15.

Из состава древесных пород семейства *Fabaceae* такие виды, как *Robinia pseudo-acacia* и *Caragana arborescens*, в подобного рода исследования уже вовлекались [6–8]. Детальные описания анатомии коры *Gleditschia triacanthos*, *Sophora japonica*, *Amorfa fruticosa*, *Caragana frutex*, *Colutea orientalis* приводятся впервые.

Результаты исследований и обсуждение результатов

Используя данные собственных исследований и литературных источников, провели сравнительный анализ анатомии коры семи видов древесных экзотов семейства *Fabaceae*.

По гистологическому составу **коры** однолетних стеблей виды можно объединить в четыре группы:

1) кора включает эпидерму, колленхиму, перидерму, паренхиму первичной коры, кольцо первичных механических элементов, первичную и вторичную флоэму (*Gleditschia triacanthos*, *Caragana arborescens*, *Caragana frutex*);

2) в коре отсутствует колленхима; кора содержит эпидерму, перидерму, паренхиму первичной коры, кольцо первичных механических элементов, первичную и вторичную флоэму (*Robinia pseudoacacia*, *Amorfa fruticosa*);

3) кора включает эпидерму, паренхиму первичной коры, кольцо первичных механических элементов, первичную и вторичную флоэму; колленхима и перидерма отсутствуют (*Sophora japonica*);

4) в коре последовательно располагаются паренхима первичной коры, перидерма, первичная и вторичная флоэма (*Colutea orientalis*). Вследствие заложения феллогена в глубоких слоях паренхимы первичной коры *Colutea orientalis* эпидерма и, возможно, колленхима отмирают, а периферические слои клеток первичной коры шелушиваются.

Рассмотрим структуру отдельных тканей коры.

В конце вегетационного сезона **эпидерма** постепенно отмирает и оценить клеточные особенности этой ткани не представляется возможным. В составе коры *Colutea orientalis* эпидерма не обнаруживается. Эпидерма *Gleditschia triacanthos*, *Sophora japonica* однослойная. *Caragana arborescens* и *Caragana frutex* сохраняется только в ребрах над колленхимой, она однослойная, но у *Robinia pseudoacacia* и *Amorfa fruticosa* эпидерма не типичная для большинства покрытосеменных, поскольку количество слоев ее клеток более одного. У *Robinia pseudoacacia* 2–3-слойная эпидерма отмечалась неоднократно [6; 8]. На большей части стебля *Amorfa fruticosa* эпидерма двуслойная, на отдельных участках трехслойная.

У *Gleditschia triacanthos* клетки эпидермы имеют значительно утолщенную наружную тангентальную стенку, вследствие чего полость клеток становится щелевид-

ной. Для эпидермальных клеток *Sophora japonica* характерно значительное утолщение наружной тангентальной и радиальных стенок (до 1/3 радиального размера клетки), вследствие чего полость клеток приобретает куполообразную форму.

У *Robinia pseudoacacia*, *Amorfa fruticosa*, *Caragana arborescens*, *Caragana frutex* клеточные оболочки равномерно утолщены, радиальные оболочки несколько скошены, поэтому полость клеток овально-призматическая.

Только у *Sophora japonica* присутствуют кроющие, 3–4-клеточные, неветвистые трихомы. Трихомы достигают 50–60 мкм в длину. Окончания трихом острые, оболочки клеток тонкостенные. Сходные многоклеточные трихомы описаны у представителей рода *Glycine* (*Fabaceae*) [8, с. 113].

Эпидерма *Gleditschia triacanthos* и *Sophora japonica* покрыта мощным слоем кутикулы, у остальных видов кутикулярный слой тонкий.

Колленхима обнаруживается в коре трех видов. У *Gleditschia triacanthos* 1–2-слойная колленхима занимает субэпидермальное положение и залегает по всей окружности стебля. Утолщение оболочек колленхимы равномерное, полость овальная, поэтому ткань сложно отнести к одному из выделяемых типов [7, с. 179] и следует идентифицировать как пластинчато-уголковую. В отдельных клетках колленхимы обнаруживаются ромбовидные кристаллы оксалата кальция. Колленхима *Caragana arborescens* и *Caragana frutex* располагается субэпидермально, но только локально, и образует ребра стебля. Подобного рода расположение колленхимы отмечается в однолетних стеблях *Holodiscus discolor* (*Rosaceae*) [2, с. 33]. У видов рода *Caragana*, исходя из существующих классификаций, колленхиму можно отнести к округлому типу.

Перидерма на первом году развития стебля не формируется только у *Sophora japonica*. У остальных рассмотренных видов, согласно С.Ш. Шамбетову, перидерма образуется из клеток паренхимы первичной коры, но в различных ее слоях, что согласуется с классификацией К. Саньо [3, с. 12]. У *Gleditschia triacanthos* феллоген формируется из наружных слоев первичной коры, поэтому перидерма непосредственно подстилает колленхиму. Характер заложения перидермы во втором, третьем слоях коры *Robinia pseudoacacia* описывала К. Эсау [7, с. 301]. Перидерма *Caragana arborescens* и *Caragana frutex* формируется на некоторой глубине в первичной коре, а у *Colutea orientalis* перидерма подстилает кольцо первичных механических элементов.

В составе перидермы исследованных видов присутствует многослойная феллема, феллоген и 1–2-слойная феллодерма. Специфические черты строения обнаруживаются только в составе феллемы.

Феллема *Gleditschia triacanthos* и *Robinia pseudoacacia* гомогенная, насчитывает 7–10 слоев прямоугольных в поперечном сечении, тонкостенных, с извилистыми стенками клеток.

Феллема *Amorfa fruticosa* также гомогенная, на большей части окружности стебля насчитывает 4–6 слоев клеток. Однако клетки феллемы *Amorfa fruticosa* имеют равномерно утолщенные стенки. В самых внутренних слоях феллемы в клетках обнаруживается бурое содержимое, а в периферической и средней части – клетки без содержимого. На отдельных участках обнаруживаются неглубокие чечевички, в которых число слоев феллемы вдвое больше.

Caragana arborescens и *Caragana frutex* имеют тонкостенную гомогенную феллему, количество слоев клеток которой на некоторых участках у второго вида более 20. Клетки без содержимого, уплощенные, вытянутые по окружности стебля.

Феллема перидермы *Colutea orientalis* гетерогенная, состоит из двух типов клеток: 3–4 слоев прямоугольных в поперечном сечении клеток с тонкими извилистыми оболочками и 3–4 слоев клеток с куполообразной полостью.

Паренхима первичной коры исследованных видов сложена тонкостенными клетками, округлыми в поперечном сечении. Исключение составляет *Colutea orientalis*,

клетки паренхимы первичной коры которой имеют складчатую поверхность. Кроме того, паренхима первичной коры в стебле *Colutea orientalis* занимает самое наружное положение и насчитывает только 3–4 слоя клеток, видимо, это остатки ткани, отмирающие после заложения перидермы.

У *Gleditschia triacanthos* и *Amorfa fruticosa* часть клеток паренхимы первичной коры подверглась склерификации. У *Gleditschia triacanthos* брахисклереиды одиночные, а у *Amorfa fruticosa* образуются малочисленные группы по 3–5 брахисклереид, они сопровождаются кристаллоносной обкладкой, содержащей призматические монокристаллы оксалата кальция. В паренхиме *Robinia pseudoacacia* многочисленны танидоносные клетки [6, с. 51].

В паренхиме первичной коры *Robinia pseudoacacia*, *Amorfa fruticosa*, *Caragana frutex* и *Gleditschia triacanthos* обнаруживаются кристаллы оксалата кальция. У *Robinia pseudoacacia*, *Amorfa fruticosa* и *Caragana frutex* присутствуют призматические и ромбоидные монокристаллы оксалата кальция, у *Gleditschia triacanthos*, кроме перечисленных типов кристаллов, обнаруживаются также друзы.

Кольцо первичных механических элементов *Gleditschia triacanthos*, *Sophora japonica*, *Robinia pseudoacacia*, *Amorfa fruticosa* гетерогенное, сплошное, образованное дуговидными или овальными группами волокон, объединенных между собой склереидными группами. У *Amorfa fruticosa* кольцо первичных механических элементов мощное, на него приходится до 1/4–1/3 объема коры стебля.

Кольцо первичных механических элементов *Caragana arborescens*, *Caragana frutex*, *Colutea orientalis* гомогенное, прерывистое. Для *Caragana arborescens* отмечается шахматный порядок расположения групп первичных волокон в составе кольца [6, с. 49]. Для механического кольца *Colutea orientalis* характерны малочисленные группы волокон (до 3–5 волокон в группе). Группы механических элементов кольца исследованных видов сопровождается прерывистая кристаллоносная обкладка.

К концу сезона **первичная флоэма** в силу дилатации и паренхиматизации практически неотличима от вторичной флоэмы. Состав **вторичной флоэмы** исследованных видов различается содержанием механических элементов.

Флоэма *Gleditschia triacanthos*, *Sophora japonica*, *Robinia pseudoacacia*, *Caragana arborescens* и *Caragana frutex* содержит ситовидные элементы, вертикальную и горизонтальную паренхиму, флоэмные волокна. Группы волокон сопровождаются кристаллоносной обкладкой. У *Amorfa fruticosa* и *Colutea orientalis* флоэма образована ситовидными элементами, вертикальной и горизонтальной паренхимой, однако флоэмные волокна отсутствуют.

Ситовидные элементы вторичной флоэмы имеют прямоугольное поперечное сечение. У ряда видов (*Gleditschia triacanthos*, *Amorfa fruticosa*, *Colutea orientalis*) по объему ситовидные трубки преобладают по отношению к вертикальной паренхиме, что компенсирует узкую проводящую зону вторичной флоэмы. Для паренхимы *Gleditschia triacanthos* периферической части флоэмы характерна склерификация отдельных клеток. Во флоэме *Caragana arborescens* до 1/2 ее объема приходится на вертикальную паренхиму.

Горизонтальная паренхима у исследованных видов представлена по-разному. Во вторичной флоэме *Gleditschia triacanthos*, *Amorfa fruticosa* флоэмные лучи только гомогенные. Во флоэме *Caragana frutex* в большинстве случаев обнаруживаются лучи гомогенные, но иногда встречаются гетерогенные, состоящие из лежащих и одного ряда квадратных краевых клеток, что также описано на примере ксилемной зоны этого вида [11, с. 224]. У остальных видов во флоэме присутствуют только гетерогенные лучи. Флоэмные лучи 1–2–3-рядные, преобладают двурядные лучи. Во флоэме *Amorfa fruticosa* лучи только 1-рядные. Лучи *Gleditschia triacanthos*, *Robinia pseudoacacia*, *Amorfa fruticosa* в непроводящей зоне дилатируют. Слойность лучей варьирует от 5 до 19 клеток.

С учетом того, что точная видовая диагностика возможна только при использовании комплекса признаков, и основываясь на опыте анатомической диагностики применительно к видам семейства *Salicaceae* [3], для каждого из семи исследованных видов древесных *Fabaceae* установили комплексы диагностических признаков:

1) *Gleditschia triacanthos*: эпидермальные клетки со значительно утолщенной наружной тангентальной стенкой и щелевидной клеточной полостью; наличие субэпидермальной, однослойной, пластинчато-уголковой колленхимы, залегающей по всей окружности стебля; гомогенная феллема; наличие кристаллов оксалата кальция в клетках паренхимы первичной коры в виде призм, ромбоидов и друз; сплошное, гетерогенное кольцо первичных механических элементов; склерификация паренхимы первичной коры и флоэмной паренхимы; преобладание проводящих элементов во вторичной флоэме; гомогенные флоэмные лучи; дилатация лучевой паренхимы в непроводящей зоне;

2) *Sophora japonica*: остроконечные многоклеточные трихомы в эпидерме; значительное утолщение наружной тангентальной и радиальных стенок эпидермальных клеток; куполовидная полость поперечного сечения эпидермальных клеток; сплошное, гетерогенное кольцо первичных механических элементов; гетерогенные флоэмные лучи; наличие во вторичной флоэме групп волокон;

3) *Robinia pseudoacacia*: 2–3-слойная эпидерма; субэпидермальная, гомогенная феллема; гетерогенное, сплошное кольцо первичных механических элементов; наличие танидоносных клеток в паренхиме первичной коры; гетерогенные флоэмные лучи; дилатация лучевой паренхимы в непроводящей зоне;

4) *Amorfa fruticosa*: двухслойная эпидерма; субэпидермальное заложение перидермы; гомогенная феллема; склерификация паренхимы первичной коры; гетерогенное, сплошное кольцо первичных механических элементов; отсутствие во вторичной флоэме волокон; только однорядные, гомогенные лучи; дилатация лучевой паренхимы в непроводящей зоне;

5) *Caragana arborescens*: локализация колленхимы в «ребрах» стебля; округлый тип колленхимы; гомогенная феллема; прерывистое гомогенное кольцо первичных механических элементов; расположение групп первичных волокон кольца в шахматном порядке; наличие волокон во вторичной флоэме; значительное (до 50 %) содержание во флоэме вертикальной паренхимы; гетерогенные флоэмные лучи;

6) *Caragana frutex*: локализация колленхимы в «ребрах» стебля; округлый тип колленхимы; гомогенная, мощная феллема (20 и более слоев клеток); прерывистое, гомогенное кольцо первичных механических элементов; наличие во флоэме волокон; наличие только однорядных гомо- и гетерогенных флоэмных лучей;

7) *Colutea orientalis*: гомогенное прерывистое кольцо первичных механических элементов; малочисленные группы первичных волокон (до 3–5 штук); локализация перидермы под кольцом первичных механических элементов; гетерогенная феллема; преобладание во вторичной флоэме ситовидных трубок по отношению к вертикальной паренхиме; гетерогенные флоэмные лучи;

Заключение

Таким образом, для каждого исследованного вида в составе коры однолетнего стебля выявлены комплексы диагностических признаков видового ранга. Установлен ряд признаков (в том числе сплошной характер заложения колленхимы, ее тип, склерификация паренхимы первичной коры и флоэмной паренхимы, локализация перидермы непосредственно под колленхимой), подтверждающих специфику *Gleditschia triacanthos* как представителя подсемейства *Caesalpinioideae*.

Сравнение *Caragana frutex* и *Caragana arborescens* позволило обнаружить значительное сходство в структуре коры указанных видов и выявить признаки, видимо, имеющие ранг рода (локализация колленхимы в «ребрах» стебля; округлый тип колленхи-

мы; гомогенная феллема; прерывистое гомогенное кольцо первичных механических элементов; наличие волокон во вторичной флоэме; гетерогенные флоэмные лучи).

Полагаем, что результаты изучения анатомических признаков коры ряда древесных видов *Fabaceae* будут полезны для исследователей систематики семейства и найдут применение при разработке определительных ключей для целей научной, технической и криминалистической экспертиз.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Еремин, В. М. Анатомия вегетативных органов Сосновых (*Pinaceae* Lindl.) : монография / В. М. Еремин, Е. С. Чавчавадзе ; отв. ред. А. В. Бобров. – Брест : Полиграфика, 2015. – 692 с.
2. Лотова, Л. И. Анатомия коры розоцветных: разнообразие, эволюция, таксономическое значение / Л. И. Лотова, А. К. Тимонин. – М. : КМК, 2005. – 264 с.
3. Еремин, В. М. Сравнительная анатомия коры ивовых : монография / В. М. Еремин, Н. В. Шкуратова ; Брест. гос. ун-т им. А. С. Пушкина. – Брест : Изд-во БрГУ, 2007. – 196 с.
4. Котина, Е. К. Сравнительно-анатомическое изучение коры представителей сем. *Araliaceae* Durande и близких таксонов : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.05 / Е. К. Котина ; Ботан. ин-т им. В. Л. Комарова. – СПб., 2008. – 20 с.
5. Копанина, А. В. Анатомия коры представителей семейства *Egicaceae*, произрастающих на Сахалине и Курильских островах / А. В. Копанина, В. М. Еремин // Ботан. журн. – 2012. – № 8. – С. 77–92.
6. Анатомия коры деревьев и кустарников : монография / В. М. Еремин [и др.] ; под ред. В. М. Еремина. – Брест : Изд-во Брест. гос. ун-та, 2001. – 187 с.
7. Эсау, К. Анатомия растений / К. Эсау ; под ред. Л. В. Кудряшова. – 2-е изд. – М. : Мир, 1969. – 564 с.
8. Эсау, К. Анатомия семенных растений : в 2 кн. / К. Эсау. – М. : Мир, 1980. – Кн. 1. – 229 с.
9. Турнова, Е. В. Особенности морфогенеза многолетних травянистых бобовых растений / Е. В. Турнова // Тр. II Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений (посв. 150-летию со дня рождения И. И. Бородина), Санкт-Петербург, 2–6 июня 2002 г. / Рос. акад. наук, Ботан. ин-т им. В. Л. Комарова. – СПб., 2002. – С. 134–135.
10. Гутаюк, В. Х. Анатомия и морфология растений : учеб. пособие для с.-х. вузов / В. Х. Гутаюк. – 2-е изд., перераб. и доп. – М. : Высш. шк., 1980. – 317 с.
11. Бенькова, В. Е. Анатомия древесины растений России / В. Е. Бенькова, Ф. Х. Швейнгрубер. – Берн ; Штутгарт ; Вена : Хаупт. – 2004. – 456 с.
12. Тахтаджян, А. Л. Система магнолиофитов / А. Л. Тахтаджян. – Л. : Наука, 1987. – 439 с.
13. Прозина, М. Н. Ботаническая микротехника / М. Н. Прозина. – М. : Высш. шк., 1960. – 206 с.

Рукапіс паступіў у рэдакцыю 20.02.2017

Shkuratova N.V. Anatomical Structure of the Bark of Annual Stems the Woody Exotics of the Family Fabaceae Lindl. Cultivated in Belarus

The article discusses the results of a comparative study of bark anatomy of annual stems wood of seven species of the family Fabaceae Lindl. The work methodology generally accepted in the anatomy of plants. Specific features of the anatomical structure of the bark is established in the histological structure and topography of tissues, laying phellogen, the structure of the epidermis and periderm, placing collenchyma, the ring structure of the primary mechanical elements, consisting of secondary phloem and rays. The identified complexes of anatomical features that can be used for diagnosis at the species level.