



УДК 581.824

Н.М. Матусевич¹, М.П. Жигар²

¹канд. биол. наук, зав. 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

ОТЛИЧИТЕЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ КОРЫ ОДНОЛЕТНЕГО СТЕБЛЯ ДВУХ ВИДОВ КВИЛАХИ (СЕМ. ROSACEAE JUSS.)

Проведено сравнительное изучение анатомического строения коры однолетнего стебля двух видов из рода *Quillaja* – одного из примитивных родов подсемейства *Spiraeoideae* семейства *Rosaceae*: *Quillaja saponaria* L. и *Quillaja brasiliensis* L. Выявлено, что заложение первого феллогена у квилахи происходит в субэпидермальном слое коры, в то время как другим Спирейным свойственно более глубокое его залегание – в перicycle или в первичной флоэме. Отмечены и другие отличительные особенности коры квилахи, в числе которых формирование кристаллов в клетках феллемы, отсутствие колленхимы и эндодермы, наличие длинных стилоидов оксалата кальция в лубе, не встречающихся у других Спирейных, более сильная дилатация аксиальной паренхимы в лубе по сравнению с лучевой. Все эти аргументы говорят в пользу выделения *Quillaja* в отдельное подсемейство *Quillajoideae*.

Введение

Систематическое положение растений из рода *Quillaja* до сих пор вызывает разногласия среди разных авторов. В. Фоке [1], Г. Шульце-Менц [2], выделили в подсемействе *Spiraeoideae* трибу *Quillajaeae*. А.Л. Тахтаджян предлагает выделить *Quillaja* в отдельное подсемейство *Quillajoideae* [3; 4]. Д. Морган и другие сделали вывод, что *Quillaja* – вообще не член семейства *Rosaceae*, поскольку по некоторым признакам, например, по числу хромосом $x = 14$, она не подходит ни к какой группе в семействе Розоцветных [5].

Современная систематика растений для решения спорных вопросов широко использует достижения других наук: морфологии, анатомии, физиологии, карпологии и др. Поскольку кора стебля древесных растений включает в себя различные ткани как первичного происхождения (эпидерму, колленхиму, коровую паренхиму, кольцо первичных механических тканей, первичную флоэму), так и вторичные ткани (перидерму, вторичную флоэму), она содержит большое количество признаков, которые можно интерпретировать как диагностические, и анатомические особенности строения коры широко используются для решения вопросов систематики как голосеменных [6; 7], так и покрытосеменных растений [8–12].

Цель нашей работы – выявить признаки строения коры однолетнего стебля квилахи, которые являются диагностическими и могут быть использованы в решении вопроса о таксономическом статусе этих растений.

Материал и методы исследования

Нами было изучено анатомическое строение коры однолетних стеблей двух видов квилахи – квилахи мыльной (*Quillaja saponaria* L.) и квилахи бразильской (*Quillaja brasiliensis* L.).

По мнению Д. Хатчинсона (цит. по [13]), *Quillaja* и близкие роды представляют самую примитивную группу семейства *Rosaceae*, имеющую много общего с Дилление-



выми, от которых, как предполагают, произошли Розоцветные. Распространена *Quillaja* в горах Боливии, Перу и Чили.

Выполнение работы предусматривало сбор полевого материала, его фиксацию, изготовление временных и постоянных препаратов и их анализ. Материал для исследования был собран в Ботаническом институте РАН в ноябре месяце, когда камбий находился в недеятельном состоянии и зафиксирован в смеси 96 %-го спирта и глицерина (1:1). Однолетние стебли квилахи брали с трех особей из нижней части кроны с южной стороны растения. Затем, после 10-дневной выдержки в фиксаторе, готовили постоянные препараты по общепринятой в анатомии растений методике [14]. Для этого фиксированный материал помещали в воду на 20–30 минут, чтобы спирт из материала диффундировал в растворитель.

Из верхних, средних и нижних междоузлий стебля готовили микрообразцы, которые использовали для получения срезов. Для постоянных препаратов их изготавливали на санном микротоме с замораживающим столиком, для изготовления временных препаратов срезы делали от руки с использованием лезвия и сердцевины бузины.

Срезы толщиной 10–30 мкм выполняли в поперечном и продольном радиальном и продольном тангентальном направлениях. Затем их помещали в сафранин на 20 минут, после чего переносили в нильский синий на 3 минуты. Далее срезы проводили через серию спиртов разных концентраций (50, 70, 96 % и абсолютный спирт). После этого срезы обрабатывали карболксилолом, ксилолом, затем заключали в канадский бальзам.

Анализ полученных препаратов проводили на световых микроскопах Биолам Л-212 и Биолам Р-15. Измерения осуществляли винтовым окулярным микрометром МОВ-1-15, визированным по объективной линейке.

Результаты исследования

Кора однолетнего стебля изученных видов квилахи включает в себя эпидерму, перидерму, первичную кору, кольцо механических тканей, первичную флоэму, вторичную флоэму.

Эпидерма состоит из одного слоя клеток, которые в поперечном сечении имеют округлые очертания, а их наружные периклиальные стенки несколько сводчатые. Оболочки клеток эпидермальной ткани утолщены неодинаково: более толстой у обоих видов является их внешняя периклиальная стенка, на поверхности которой располагается слой кутикулы. На радиальных срезах клетки имеют вытянутую прямоугольную форму у квилахи мыльной, а у квилахи бразильской – прямоугольную и квадратную форму с выпуклой внешней периклиальной стенкой. Размеры эпидермальных клеток: 13–16 мкм (тангентальный) и 8–9 мкм (радиальный) у квилахи мыльной, соответственно 10–13 мкм и 4–5 мкм у квилахи бразильской.

Виды отличаются также характером внутреннего содержимого эпидермальных клеток. Так, у квилахи мыльной оно уже в верхних междоузлиях стебля имеет темно-коричневую окраску, а у квилахи бразильской оно становится таковым лишь в клетках эпидермы нижних, более старых междоузлий, а в верхних и средних участках стебля внутреннее содержимое клеток эпидермы является светлоокрашенным.

Эпидермальные клетки *Quillaja saponaria* имеют выросты – волоски, длина которых достигает 50 мкм. Они кроющего типа, одноклеточные, их вершины заостренные. Клеточные оболочки этих трихом утолщенные, поверхность их неровная и показывает по всей длине некоторую скульптурированность. Располагаются трихомы пер-



пендикулярно поверхности органа, иногда верхушка волоска наклонная. Эпидерма *Quillaja brasiliensis* опушения не имеет.

Субэпидермально залегает перидерма. Она типичного строения, т.е. имеет в своем составе феллему, феллоген и феллодерму. В составе пробковой ткани у квилахи мыльной в одном радиальном ряду находится 5–6 слоев клеток, у квилахи бразильской – до 4 слоев. В поперечном сечении клетки феллемы имеют различную форму даже у одного вида, т.е. феллема гетерогенная по форме клеток. По внутреннему клеточному содержанию она также гетерогенная. Так, наружные три – четыре слоя клеток пробки смятые, с извилистыми очертаниями клеток, с темно-коричневым клеточным содержимым. Клетки внутренних слоев феллемы живые, бесцветные, у квилахи бразильской – выпукло-прямоугольной формы, а у квилахи мыльной они квадратные, прямоугольные, вытянутые в тангентальном и радиальном направлениях, с извилистыми стенками. На продольных срезах их очертания прямоугольные, вытянутые по оси органа, и квадратные, с извилистыми оболочками (у квилахи бразильской); у квилахи мыльной клетки пробки прямоугольные, вытянутые по оси и радиусу стебля, а также квадратные и округло-квадратные, с извилистыми очертаниями.

Оболочки клеток пробки слегка и равномерно утолщены у обоих видов. В некоторых клетках этой ткани имеются округлые на поперечных и продольных срезах образования. Подобные структуры были отмечены в феллеме *Echordia* и интерпретированы как кристаллы [15]. Можно предположить, что отмеченные структуры у *Quillaja* – это ранняя стадия формирования кристаллов.

Феллоген однослойный характеризуется всеми признаками строения, присущими меристематическим тканям. Расположенная ниже феллодерма у квилахи мыльной представлена также одним слоем клеток, а у квилахи бразильской – 2–3 слоями. Клетки феллодермы в поперечном сечении имеют прямоугольную (у квилахи мыльной) и узкопрямоугольную (у квилахи бразильской) форму. Клеточные оболочки у этой ткани утолщенные у первого вида и тонкие у второго.

Формирование перидермы у обоих видов происходит по-разному. У квилахи бразильской она закладывается сначала только в одном участке стебля, на месте будущей чечевички. В средних междоузлиях однолетнего стебля перидерма сформирована уже примерно у половины его окружности, а другая половина остается покрытой эпидермой. Лишь в нижних междоузлиях стебель покрыт перидермой на всей своей поверхности. У квилахи мыльной кольцо ткани перидермы закладывается одновременно по всей окружности однолетнего стебля.

Под перидермой располагается первичная кора. Она состоит только из клеток коровой паренхимы. У *Quillaja brasiliensis* в ее составе находится 8–10 слоев клеток, у *Quillaja saponaria* их 5–6.

В поперечном сечении клетки коровой паренхимы имеют овальную, вытянутую в тангентальном направлении форму, у квилахи мыльной они несколько сдавлены, поэтому имеют извилистые очертания. На продольных срезах клетки овально-прямоугольные и округло-квадратные у квилахи бразильской, а у квилахи мыльной внешние слои ткани сложены узкими овально-прямоугольными клетками и отличаются от внутренних слоев, состоящих из квадратных по форме клеток.

Первичная кора у *Quillaja brasiliensis* гомогенная, клетки ее с тонкими оболочками, у *Quillaja saponaria* – гетерогенная и включает, помимо тонкостенных паренхимных, более крупные и темноокрашенные клетки с утолщенными оболочками. В них происходит синтез сапонинов.



У обоих видов квилахи среди паренхимных клеток первичной коры имеются одиночные склереиды. Их клетки вытянуты и вдоль, и поперек оси органа. У квилахи бразильской они развиты в большем количестве, чем у квилахи мыльной. У обоих видов обнаружены также друзы оксалата кальция, а у квилахи бразильской, помимо друз, имеются и стилоиды.

Самый внутренний слой первичной коры у *Quillaja saponaria* отличается более крупными размерами его клеток, темной окраской их внутреннего клеточного содержимого, и эту ткань можно интерпретировать, по-видимому, как эндодерму. В коре квилахи бразильской хорошо различимой эндодермы нет.

Глубже первичной коры располагается кольцо механических тканей. Оно у обоих видов квилахи сплошное, гетерогенное, сложено волокнами и склереидами. Ширина его по всей его окружности более-менее равная. Группы волокон склеренхимы на поперечном срезе у квилахи бразильской имеют овальные очертания, у квилахи мыльной – овальные и четырехугольные. Клеточные оболочки волокон и склереид у *Quillaja brasiliensis* слабо одревесневшие, у *Quillaja saponaria* лигнификация склеренхимных клеток слабая, а у склереид – очень сильная. На радиальных срезах склереиды отличаются также и по форме клеток: у квилахи бразильской они овальные и удлиненно-овальные, а у квилахи мыльной склереиды имеют квадратную форму. В поперечном сечении волокон у первого вида преобладают овальные и округлые, реже 5-угольные очертания, у второго вида – 4–5-угольные. Кристаллоносная обкладка механического кольца у обоих видов отсутствует.

Первичная флоэма плохо отличима от вторичной флоэмы, так как в результате дилатации запасующих клеток и облитерации проводящих элементов она имеет вид гомогенной паренхимной ткани.

Вторичная флоэма состоит из проводящих и паренхимных элементов. На поперечном срезе у обоих видов квилахи ситовидные трубки собраны в нечетко выраженные радиальные ряды, часть ситовидных трубок у квилахи бразильской образует короткие тангентально ориентированные цепочки. Среди проводящих элементов без видимой закономерности располагаются клетки аксиальной паренхимы. У обоих видов во флоэме преобладают проводящие элементы, они имеют большие размеры поперечника, чем клетки аксиальной паренхимы. На поперечном срезе тангентальный размер ситовидных трубок у квилахи мыльной 14–17 мкм и 11–13 мкм у квилахи бразильской, радиальный размер соответственно 8–10 мкм и 10–11 мкм.

В поперечном сечении ситовидные трубки имеют разнообразную форму: округлую, овальную, прямоугольную, вытянутую в тангентальном направлении, иногда очертания их извилистые. Длина члеников ситовидных трубок у *Quillaja saponaria* – 100–140 мкм, у *Quillaja brasiliensis* – 180–230 мкм. Их поперечные оболочки по отношению к продольным стенкам наклонные, ситовидные пластинки простые.

Клетки аксиальной паренхимы вторичной флоэмы содержат большое количество кристаллов щавелевокислого кальция. У квилахи бразильской это стилоиды разной формы (очень длинные, узкие, заостренные с одной или двух сторон), широкие кристаллы уплощенной формы, короткопризматические, имеющие вид параллелепипеда, а у квилахи мыльной, кроме указанных, отмечены также кристаллы ромбической формы.

Флоэмные лучи однорядные и двурядные, гетероцеллюлярные. Клетки их тонкостенные. Высота лучей – 350–400 мкм, ширина – до 65–80 мкм. Слоистость сердцевинных лучей – до 15 клеток (у *Quillaja brasiliensis*) и до 25 клеток у *Quillaja saponaria*.



На 1 мм² тангентальнага среза знаходзіцца да 60 лучей. Яны слаба дилатируюць, больш выражана дилатацыя клетак аксіальнай паренхімы.

Заклученне

Род *Quillaja* – адзін з самых примітывных родаў сямейства *Rosaceae*. Наряду з другімі примітывнымі родамі (*Kageneckia*, *Vauquelinia*, *Exochorda*) яны яўляюцца, по-відому, последнімі реліктамі, імаюць мало агульнага з другімі родамі сямейства *Rosaceae*.

Среди разных авторов имеются большие разногласия по систематическому положению рода *Quillaja*. Для решения спорных вопросов систематики привлекаются данные многих наук, в том числе и анатомии растений, в частности, данные по анатомическому строению коры однолетнего стебля [6–12]. Поскольку гистологический состав коры отличается значительным многообразием, содержит в себе ткани как первичного, так и вторичного происхождения, этот сложный тканевый комплекс обладает большим набором диагностических признаков и может быть с успехом использован для решения вопросов филогении и таксономии.

В анатомическом строении коры изученных представителей рода *Quillaja*, в отличие от других представителей подсемейства *Spiraeoideae*, имеются специфические особенности. Это своеобразный гистологический состав и топография тканей коры; заложение первого феллогена в субэпидермальном слое; отсутствие эндодермы и колленхимы в составе коры; гетерогенная феллема, наличие в ее клетках кристаллов и равномерное утолщение ее клеточных стенок; наличие склерид в коровой паренхиме; сплошное гетерогенное кольцо механических тканей и отсутствие у него кристаллоносной обкладки; дилатация клеток аксиальной паренхимы и слабая дилатация сердцевинных лучей; развитие однорядных и двурядных сердцевинных лучей; развитие стилоидов в лубе.

В подсемействе Спирейные на основе признака топографии тканей выделяются несколько типов строения коры, что свидетельствует о разнообразии ее анатомического строения [10], и по этому признаку (топография тканей коры стебля) отмечено соответствие выделенным ботаниками в составе подсемейства *Spiraeoideae* трибам, в том числе выделение трибы *Quillajaeae*. Однако заложение первого феллогена у квилахи происходит в субэпидермальном слое, в то время как другим Спирейным свойственно более глубокое его залегание – в перицикле или в первичной коре [9; 10]. Имеется целый ряд других отличительных особенностей коры квилахи, в числе которых можно отметить: отсутствие колленхимы и эндодермы, гетерогенную феллему, наличие кристаллов в ней и равномерное утолщение оболочек ее клеток, наличие склерид в коровой паренхиме, сплошное гетерогенное кольцо механических тканей и отсутствие у него кристаллоносной обкладки, своеобразную форму кристаллов в аксиальной паренхиме в виде стилоидов, которая не встречается ни у одного из изученных представителей Спирейных. Считаём, что род *Quillaja* на основе данных по анатомии коры однолетнего стебля заслуживает повышения его таксономического ранга до уровня самостоятельного подсемейства *Quillajoideae* в составе семейства *Rosaceae*.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Focke, W. O. *Rosaceae* / A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. – Leipzig, 1894. – Т. 3, Abt. 3. – S. 1–61.



2. Schulze-Menz, G. K. Rosaceae / A. Engler // Syllabus der Pflanzenfamilien. – 13 Aufl. – Berlin, 1964. – Bd. 2. – S. 209 – 218.
3. Тахтаджян, А. Л. Система магнолиофитов / А. Л. Тахтаджян. – Л. : Наука, 1987. – 439 с.
4. Takhtajan, A. Diversity and classification of flowering plants / A. Takhtajan. – New York, 1997. – 643 p.
5. Morgan, D. Systematic and evolutionary implications of rbcL-sequence variation in Rosaceae / D. Morgan, D. Soltis, K. Robertson // Amer. J. Bot. – 1994. – Vol. 81, № 7. – P. 890–903.
6. Лотова, Л. И. Анатомия коры хвойных / Л. И. Лотова. – М. : Наука, 1987. – 150 с.
7. Еремин, В. М. Сравнительная анатомия коры сосновых : дис. ... д-ра биол. наук : 03.00.05 / В. М. Еремин. – Воронеж, 1983. – 630 л.
8. Бойко, В. И. Анатомическое строение коры видов семейства Ericaceae D. C. : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.05 / В. И. Бойко. – Воронеж, 1996. – 26 с.
9. Lotova, L. I. Anatomy of cortex and secondary phloem of Rosaceae. 3. Quillajoideae / L. I. Lotova, A. C. Timonin // Ботан. журн. – 1999. – Т. 84, № 2. – С. 34–41.
10. Матусевич, Н. М. Таксономический анализ древесных представителей семейства Rosaceae по признакам анатомической структуры коры их однолетних стеблей : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.05 / Н. М. Матусевич. – Минск, 2005. – 21 с.
11. Шкуратова, Н. В. Сравнительная анатомия коры представителей сем. *Salicaceae* Mirb. : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.05 / Н. В. Шкуратова. – Минск, 2005. – 21 с.
12. Котина, Е. Л. Сравнительно-анатомическое изучение коры представителей сем. *Araliaceae* Durande и близких таксонов : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.05 / Е. Л. Котина. – СПб, 2008. – 20 с.
13. Гладкова, В. Н. Порядок Розовые или Розоцветные (Rosales) / В. Н. Гладкова // Жизнь растений : в 6 т. – М. : Просвещение, 1974–1982. – Т. 5, кн. 2. – 1981. – С. 175–189.
14. Прозина, М. Н. Ботаническая микротехника / М. Н. Прозина. – М. : Высш. шк., 1960. – 206 с.
15. Лотова, Л. И. Анатомия коры Echinochorda в связи с положением рода в системе сем. Rosaceae / Л. И. Лотова, А. К. Тимонин // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков : тез. докл. II (X) съезда Рус. ботан. об-ва. – СПб., 26–30 мая 1998. – СПб, 1998. – С. 51.

Matusевич N.M., Zigar M.P. Distinctive Features of the Anatomical Structure of the Cortex of the Annual Stem of Two Species of Quillaja (Family Rosaceae Juss.)

A comparative study was made of the anatomical structure of the cortex of the annual stem of two species of the genus Quillaja, one of the primitive genera of the subfamily Spiraeoideae of the family Rosaceae—Quillaja saponaria L. and Quillaja brasiliensis L. It was revealed that the laying of the first phallogen in quillaja occurs in the subepidermal layer of the cortex, while the other Spiraeoideae is characterized by a deeper layer of it - in the pericyte or in the primary phloem. In addition, other distinctive features of the Quillaja crust have been noted, including the formation of crystals in the cells of the fallen, the presence of a specific form of long calcium oxalate styloids in the bark that do not occur in other Spiraeoideae, a stronger dilatation of the axial parenchyma in the bast in comparison with the radial. All these arguments speak in favor of isolating Quillaja into a separate subfamily of Quillajoideae.