



УДК 581.821

Н.М. Матусевич, М.П. Жигар

О ФОРМИРОВАНИИ ПЕРИДЕРМЫ В СТЕБЛЕ НЕКОТОРЫХ СПИРЕЙНЫХ

Приводятся данные изучения образования перидермы у *Physocarpus opulifolius* (L.) Maxim. и *Spiraea vanhouttei* Zabel. Выявлены отличия в месте и сроках заложения феллогена у этих видов, в последовательности формирования тканей феллемы и феллодермы, входящих в состав перидермы, в мощности феллемы, характере внутреннего содержимого и толщине оболочек ее клеток у этих видов.

Вторичная покровная ткань перидерма играет огромную роль в жизни растений. Основными функциями ее считаются: защита растений от испарения воды, перегрева и вымерзания, от проникновения микробов, разрушающих растительные ткани, от заселения грибов, лишайников и эпифитов, образование корки. Все это свидетельствует о большой значимости перидермы в жизни растений и о необходимости ее всестороннего изучения. Большой научный интерес к изучению этой ткани можно также объяснить и тем, что она содержит большое количество диагностических признаков, имеющих важное значение для систематики растений.

Перидерма – сложный комплекс, состоящий обычно из трех тканей, следующих друг за другом от внешней поверхности органа к внутренним его частям. Наружная ткань – феллема (или пробка), которая и представляет собой собственно покровную ткань, выполняющую защитные функции. За ней располагается феллоген – вторичная меристема, формирующая за счет деления своих клеток ткани перидермы. Внутренняя ткань этого комплекса – феллодерма. Феллема и феллодерма могут быть одно- и многослойными, а феллоген однослойный.

Клетки феллемы имеют почти призматическую форму, часто несколько вытянуты вдоль продольной оси стебля, и их радиальные размеры обычно меньше, чем тангентальные. Клетки располагаются компактно, не образуя межклетников. Характерным для них является расположение радиальными рядами, что ясно указывает на их происхождение из делящейся тангентально меристемы. Расположение клеток феллемы может быть или в виде правильных рядов, или неупорядоченным, когда клетки имеют извилистые очертания. Однако форма клеток пробки с ростом стебля в толщину часто изменяется – сплющивается, причем иногда довольно сильно.

Отмечают 4 стадии развития пробковых клеток. Первая стадия охватывает период от момента образования клеток до начала суберинизации их оболочек. В этой стадии происходит сильное растяжение клеток. Вторая – суберинизация, третья – отложение внутреннего углеводного слоя (эта стадия отмечается не у всех растений). Четвертая – смерть пробковых клеток.

Феллоген состоит из клеток одного типа. Как правило, у большинства древесных растений сначала феллоген образует несколько слоев феллемы и затем откладывает клетки феллодермы.

Причины заложения феллогена и перидермы у деревьев и кустарников ученые объясняют по-разному. Г. Габерландт выдвинул теорию, согласно которой феллоген возникает под влиянием некрогормонов, образующихся в результате отмирания клеток эпидермы и волосков [1]. П.М. Жуковский связывает образование феллогена и перидермы с отмиранием эпидермы [2]. Формирование феллогена объясняют также подго-



товкой растения к зимним условиям, резким повышением температуры воздуха и продолжительности солнечного освещения, а значит увеличением транспирации, что вызывает образование перидермы как защиты от испарения. Дальнейшее увеличение слоев клеток феллемы в результате деятельности феллогена связывают с похолоданием и возрастающей силой ветра в осенний период, а следовательно – со сложностями в обеспечении растения необходимым количеством воды [3].

Время образования феллогена у разных видов различно и в зависимости от условий обитания может быть неодинаковым даже у особей одного вида. У большинства деревьев феллоген формирует перидерму в первый год жизни, но у тиса, некоторых видов миндаля, клена американского – на второй год жизни [4]. Место заложения феллогена различно, но является устойчивым признаком и часто используется исследователями в качестве диагностического как у голосеменных [5; 6], так и у покрытосеменных растений [7; 8].

Феллодерма представлена радиально расположенными паренхимными клетками, которые часто содержат хлоропласты, накапливают крахмал и, являясь живыми, отличаются нормальной жизнедеятельностью.

Перидерма, таким образом, является составной частью коры стебля и отличается своей мощностью, строением, местом и временем заложения феллогена.

Объекты и методы исследования

Нами было проведено изучение формирования перидермы в однолетних стеблях *Spiraea Van-Houttei* Zabel. и *Physocarpus opulifolius* (L.) Maxim. Выполнение работы предусматривало бор полевого материала, его фиксацию, изготовление постоянных препаратов и их анализ.

Однолетние стебли собирали с трех особей из нижней части кроны с южной стороны и фиксировали в 96%-ом спирте 15 мая, 15 июня, 15 сентября, 15 ноября 2013 года. Материал держали в фиксаторе в течение 3 недель. Затем его помещали в воду на 20–30 минут, чтобы спирт из стебля диффундировал в растворитель. Из верхних, средних и нижних междоузлий стебля готовили микрообразцы, которые использовали для получения срезов. Их изготавливали на санном микротоме с замораживающим столиком. Срезы толщиной 10–30 мкм выполняли в поперечном направлении, затем их помещали в сафранин на 20 минут, после чего – в нильский синий на 3 минуты. Далее срезы проводили через серию спиртов разных концентраций (50%, 70%, 96% и абсолютный спирт). На следующем этапе их обрабатывали карбол-ксилолом, ксилолом, после чего помещали в канадский бальзам.

Исследование препаратов проводили при помощи светового микроскопа Биолам Р-15. Для микроскопических измерений использовали окуляр-микрометр МОВ-1-15. Полученные данные подвергали математической обработке.

Результаты исследования

Кора однолетнего стебля пузыреплодника калинолистного, собранного и зафиксированного в мае, включает в себя эпидерму, первичную кору, луб. Эпидерма состоит из одного слоя клеток. Первичная кора представлена колленхимой и паренхимой. Колленхима пластинчатая, местами пластинчато-уголковая, представлена 3–4 слоями клеток, внутри которых содержится большое количество хлоропластов. Коровая паренхима включает до 5–6 слоев, клетки ее очень крупные, с межклетниками и слегка утолщенными оболочкам. В них часто содержатся друзы.

Ниже располагаются первичная и вторичная флоэма. Это довольно большой участок, и уже в средней части однолетнего стебля видно, как оболочки клеток первич-



ной флоэмы начинают утолщаться, так что в нижней трети стебля на ее месте образуется большая, до пяти слоев клеток, группа волокон. Вторичная флоэма состоит из проводящих и паренхимных элементов. В клетках флоэмной паренхимы видны ромбические кристаллы. В нижней трети стебля клетки вторичной флоэмы, лежащие сразу под волокнами, периклинально делятся и образуют феллоген.

В литературе имеются сведения о том, что перидерма у большинства двудольных и голосеменных растений возникает к концу первого года жизни [9]. Л.В. Наумова показала, что у амурского бархата 15 июня наблюдались первые деления субэпидермальных клеток коры, а к 22 июня деления распространились по всему периметру сечения побега и, таким образом, возник феллоген [10]. Исследования по формированию перидермы у ясеня и каштана конского обыкновенного показали, что эпидерма у этих растений через 30–40 дней после начала роста побега начинает заменяться перидермой [11]. У пузыреплодника калинолистного уже к 15 мая в нижней трети однолетнего стебля мы отметили начало заложения феллогена. К середине июня феллоген образуется также в средней части стебля, отсутствуя в его верхнем, еще продолжающем рост участке, но уже к середине сентября перидерма сформировалась по всему стеблю, составляя в его верхних междоузлиях 5–6 слоев пробки и 1–2 слоя феллодермы.

У пробки, отложенной в летний период, радиальный размер клеток больше тангентального, так что они кажутся слегка вытянутыми в радиальном направлении. Оболочки клеток тонкие.

К ноябрю перидерма пузыреплодника калинолистного достигла мощности до 200–205 мкм, превосходя по ширине луб почти в 1,5–2 раза. В составе ее до 12 слоев пробки, однослойный феллоген, 1–2-слойная феллодерма. Пробка бесцветная, однородная, все клетки ее тонкостенные, со слегка извилистыми оболочками, несколько вытянутыми в тангентальном направлении.

Иначе происходит формирование перидермы у спиреи Вангутта. У нее снаружи стебель покрыт однослойной эпидермой с ясно заметной кутикулой. Расположенная ниже первичная кора состоит из паренхимы и эндодермы. Коровой паренхимы насчитывается до пяти слоев клеток. Клетки ее крупные, извилистых очертаний, с равномерно и несильно утолщенными оболочками. Внутренний слой первичной коры – эндодерма – однослойная ткань, ее клетки в поперечном сечении овальные, с утолщенными оболочками, с окрашенным на препаратах в коричневый цвет внутренним содержимым.

Под эндодермой лежит ткань стебля, которую можно интерпретировать как перицикл либо как протофлоэму. Именно в этой ткани, непосредственно под эндодермой, мы наблюдали периклинальные деления клеток, приводящие к возникновению феллогена. И уже к середине июня у спиреи Вангутта феллоген закладывается по всему стеблю, в том числе и в самом молодом его участке, вблизи апекса.

Феллоген у этого вида сначала откладывает феллодерму, а затем феллему. И в среднем участке однолетнего стебля 15 июня мы наблюдали два-три слоя феллодермы, а пробка еще не была отложена. В нижней трети такого стебля перидерма состояла из одного слоя пробки, однослойного феллогена и 3–4 слоев феллодермы. В нижней части стебля, зафиксированного в ноябре, пробка двухслойная, феллодерма сложена 3–4 слоями, между феллемой и феллодермой располагается однослойный феллоген. Клетки феллемы имеют внутреннее содержимое, наружные тангентальные стенки их сильно утолщены, достигая приблизительно $3,0 \pm 0,5$ мкм, при общих размерах клетки феллемы около $22,2 \pm 0,9$ мкм. Стенки клеток неокрашенные.



Таким образом, помимо различий в анатомическом строении других тканей коры, у спиреи Вангутта и пузыреплодника калинолистного наблюдаются также различия в строении и формировании перидермы. Феллоген у пузыреплодника закладывается во вторичной флоэме, у спиреи – в перицикле. У спиреи феллоген продуцирует сначала феллодерму, а затем пробку. Мощность феллемы у пузыреплодника больше, у однолетнего стебля в конце вегетационного периода (в ноябре) она составляет до 12 слоев клеток, у спиреи – только 2 слоя. Клетки пробки спиреи заполнены внутренним содержимым фенольной природы, у пузыреплодника калинолистного они не имеют содержимого, заполнены воздухом. Феллема отличается также толщиной клеточных оболочек: у пузыреплодника они тонкие, извилистых очертаний, у спиреи наружная тангентальная клеточная стенка утолщена.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Haberlandt, G. Zur Entwicklungsphysiologie des Periderms / G. Haberlandt // Sitzungsber. Preuss. Akad. Wiss. – 1928. – Bd. 23. – S. 317–338.
2. Жуковский, П.М. Ботаника : учеб. пособие / П.М. Жуковский. – 4-е изд. – М.: Высшая школа, 1964. – 667 с.
3. Шамбетов, С.Ш. Перидерма коры стеблей. Современное состояние сведений об этой ткани / С.Ш. Шамбетов // Изв. АН Киргиз. ССР. Сер. биол. наук. – 1960. – Т. 2, вып. 3. – С. 91–120.
4. Шик, А.С. Сравнительно-анатомический анализ однолетних стеблей двух кленов / А.С. Шик, В.М. Еремин; Брест. ун-т. – Брест, 1990. – 10 с. – Деп. в ВИНТИ 17.05.90. - № 2684-В 90.
5. Еремин, В.М. Сравнительная анатомия коры сосновых : автореф. дис. ... докт. биол. наук : 03.00.05 / В.М. Еремин. – Кишинев, 1984. – 47 с.
6. Лотова, Л.И. Анатомия коры хвойных / Л.И. Лотова. – М. : Наука, 1987. – 161 с.
7. Бойко, В.И. Анатомическое строение коры видов сем. Ericaceae D.C. : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.05 / Бойко В.И. – Воронеж, 1996. – 18 с.
8. Матусевич, Н.М. Таксономический анализ древесных представителей сем. Rosaceae по признакам анатомической структуры коры их однолетних стеблей : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.05 / Н.М. Матусевич. – Минск, 2005. – 21 с.
9. Блукет, Н.А. О возникновении пробковой ткани у деревьев и кустарников / Н.А. Блукет // Докл. ТСХА. – 1958. – Вып. 36. – С 308–313.
10. Наумова, Л.В. Ультраструктура клеток перидермы *Phellodendron amurense* Rupr. : автореф. дис.... канд. биол. наук : 03.00.05 / Л.В. Наумова. – Л. 1986. – 21 с.
11. Еремин, В.М. Сезонная динамика структуры однолетнего стебля взрослых деревьев / В.М. Еремин, Ю.Ф. Рой // Сб. науч. тр. ф-та естествознания. Сер. Биология. – Брест, 1993 – Вып. 1. – С. 89–92.

N.M. Matusevich, M.P. Zhigar On the Formation Periderm in the Stem of some *Spiraeoideae*

The data from the study of education periderm *Physocarpus opulifolius* (L.) Maxim. and *Spiraea vanhouttei* Zabel. Revealed differences in the location and timing of emplacement of phellogen in these species, in the sequence of the formation of tissues and fellemy phelloderm included in the periderm, in fellemy power, the nature of the content and the thickness of the inner shells of its cells in these species.