

УДК 581.84: 636.086.32

Н.В. Шкуратова

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

СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СТЕБЛЕЙ НЕКОТОРЫХ КЛЕВЕРОВ

В статье рассматриваются результаты сравнительного изучения анатомии стеблей четырех видов рода *Trifolium* L. Методика работы общепринятая в анатомии растений. Установлены специфические черты анатомического строения стеблей, комплекс которых можно использовать для диагностики на уровне вида.

Введение

Анатомические признаки растений нашли широкое применение. Анатомический анализ позволяет установить закономерности и характер изменения структур в зависимости от условий обитания, используется для организации экологического мониторинга и оценки состояния окружающей среды, в разном объеме и в рамках разных таксонов применяется для уточнения таксономических границ, позволяет решать проблемы научной и криминалистической диагностики растений. Доказательством служат работы ботаников как XIX, XX столетий, так и современных ученых, которые отмечают необходимость использования в указанных направлениях анатомических признаков вегетативных и генеративных органов.

Trifolium L. – род растений семейства *Fabaceae* Lindl., насчитывающий около 250 видов, широко распространенных в умеренном и отчасти субтропическом поясах Северного полушария. Центрами видового многообразия являются преимущественно Средиземноморье, Западная Азия и Северная Америка [1].

С учетом вышесказанного нам представляется актуальным проведение исследований анатомии стеблей видов рода *Trifolium* L., естественно произрастающих в растительных сообществах Беларуси. Целью работы явилось установление специфических черт анатомического строения стеблей видов рода *Trifolium* L.

Объекты и методика исследования

В зависимости от особенностей строения цветка, типов цветков в соцветии, места созревания плодов род *Trifolium* L. подразделяют на пять подродов – *Trifolium* L., *Amoria* (C. Presl.) Hossain., *Galearia* (C. Presl.) Hossain., *Mistyllus* (C. Presl.) Hossain., *Calycomorphum* (C. Presl.) Hossain. [1]. Во флоре Республики Беларусь насчитывается 19 видов рода *Trifolium* L., относящихся к четырем из пяти известных подродов. Представители подрода *Mistyllus* (C. Presl.) Hossain. в Беларуси не встречаются. Наиболее многочисленным является подрод *Trifolium* L. Два вида занесены в Красную книгу Республики Беларусь, один вид нуждается в профилактической охране [2; 3].

В данном исследовании в качестве объектов использованы 4 вида рода *Trifolium* L., естественно произрастающих в Республике Беларусь: *Trifolium arvense* L. (подрод *Trifolium* L.), *Trifolium medium* L. (подрод *Trifolium* L.), *Trifolium montanum* L. (подрод *Amoria* (C. Presl.) Hossain.), *Trifolium repens* L. (подрод *Amoria* (C. Presl.) Hossain.).

Вид *Trifolium arvense* L. – однолетнее растение, для которого характерен безрозеточный архитектурный тип, представленный прямостоячим растением, ветвящимся по всей длине главной оси. Виды *Trifolium medium* L., *Trifolium montanum* L., *Trifolium repens* L. – многолетние поликарпические растения, представляющие сложную систему

побегов, ежегодно отмирающих после плодоношения и возобновляющихся на следующий год из перезимовавших почек, расположенных на основании отмерших побегов.

Материал для исследования собирали в окрестностях д. Томашевка и д. Орхово Брестского района в естественных фитоценозах и типичных для каждого вида местах обитания. Из зафиксированных образцов стеблей указанных видов при помощи лезвия бритвы 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 карболкислородом и ксилородом, после чего помещали в канадский бальзам. Таким образом, методика изготовления постоянных препаратов была общепринятой в анатомии растений [4]. Анатомический анализ коры осуществляли на световых микроскопах Биолам Р-15, Микмед-5. Измерения структур производили с использованием винтового окуляр-микрометра МОВ-1-15.

Результаты исследования

Стебли исследованных видов характеризуются сходным строением и включают эпидерму, первичную кору и центральный цилиндр.

Эпидерма однослойная, покрыта тонким слоем кутикулы. Клетки с утолщенной наружной тангентальной стенкой у *Trifolium arvense* L. и *Trifolium medium* L. и с равномерным утолщением оболочек у *Trifolium montanum* L. и *Trifolium repens* L. Форма поперечного сечения эпидермальных клеток исследуемых видов неодинакова. У *Trifolium arvense* L. клетки ориентированы радиально, вследствие чего наружная тангентальная стенка приобретает куполообразную форму; полости клеток овальные (тангентальный размер клеток больше радиального и составляет 13–35 мкм и 17–20 мкм соответственно). У *Trifolium medium* L. тангентальный размер клеток больше или равен радиальному, полости клеток прямоугольно-квадратной формы. У *Trifolium montanum* L. и *Trifolium repens* L. клетки вытянуты в тангентальном направлении, полость клетки овальной формы. Максимальный тангентальный размер эпидермальных клеток наблюдается у *Trifolium medium* L. и *Trifolium montanum* L. и достигает 28–45 мкм.

В эпидерме исследованных видов присутствуют длинные одноклеточные, заостренные на верхушке кроющие трихомы. Помимо кроющих трихом, у *Trifolium montanum* L. также обнаружены и железистые волоски. Это многочисленные 2–3-клеточные волоски, состоящие из ножки, представляющей собой вырост эпидермальной клетки, и головки в виде шляпки с живым содержимым. В эпидерме стеблей обнаруживаются одиночные устьица.

Первичная кора включает в свой состав колленхиму и основную паренхиму. Наименьшая ширина первичной коры характерна для *Trifolium medium* L. и *Trifolium montanum* L., а максимальные размеры отмечены у *Trifolium repens* L. – до 225 мкм.

Колленхима исследованных видов различается. По характеру утолщения клеточных стенок колленхима у *Trifolium arvense* L., *Trifolium medium* L. и *Trifolium repens* L. углового типа, 1–2-слойная и содержит хлоропласты. В ребристом стебле *Trifolium arvense* L. колленхима занимает ребра стебля, располагается непосредственно под эпидермой и образует всего 2 слоя клеток. Стебли остальных видов ребристые лишь в верхней части, к основанию приобретают более-менее округлые очертания, поэтому колленхима расположена кольцом, подстилающим эпидерму. Клетки колленхимы *Trifolium medium* L. практически неотличимы от клеток ниже лежащей основной паренхимы. В составе первичной коры *Trifolium repens* L. более развита основная паренхима, которая состоит из овальных и вытянутых по окружности стебля клеток. В стеблях *Trifolium montanum* L. выражена колленхима пластинчатого типа, представленная

1–3 слоями клеток. Клетки колленхимы вытянуты вдоль стебля, что заметно на продольных срезах. Типы колленхимы приводятся по «Атласу ультраструктуры растительных тканей» под редакцией М.Ф. Даниловой [5, с. 222].

Основная паренхима в стеблях *Trifolium medium* L., *Trifolium montanum* L. и *Trifolium repens* L. отличается от клеток колленхимы тонкостенностью и большим диаметром клеток (в 1,5–2,5 раза больше поперечника клеток колленхимы). Они овальные, ориентированы радиально, содержат хлоропласты. Сложение ткани рыхлое, с межклетниками. В основной паренхиме стебля *Trifolium repens* L. хлоропласты отсутствуют и накапливается запасной крахмал. В составе первичной коры *Trifolium medium* L., *Trifolium montanum* L., *Trifolium repens* L. преобладает тонкостенная основная паренхима. У *Trifolium arvense* L. основная паренхима округлая – оболочка клеток равномерно утолщена; полость клеток округлая как на поперечном, так и продольном срезах; различимо множество межклетников. Ткань сложена из 4–5 слоев клеток, на ее долю приходится почти весь объем первичной коры. В нижней части стебля *Trifolium arvense* L. клетки этой ткани не содержат хлоропластов. Основная паренхима *Trifolium arvense* L. напоминает округлую колленхиму. Так как эта ткань удалена от эпидермы, располагается в более глубоких слоях стебля, ее клетки имеют более толстые первичные оболочки (одревеснение – окрашиваются сафранином), то эту ткань в стебле *Trifolium arvense* L. можно назвать колленхиматозной паренхимой [6, с. 79].

Склеренхима представлена группами механических волокон. Вопрос происхождения этих волокон спорный: указывают как на перициклическую природу волокон, следовательно, их следует рассматривать как компонент первичной коры, так и на формирование этих волокон в первичной флоэме, тогда волокна являются компонентом центрального цилиндра [7, с. 209]. Поскольку склеренхима расположена между основной паренхимой и проводящими пучками и представлена группами, которые преобразовались в механические обкладки пучков, описание этой ткани приводим ниже, характеризуя центральный цилиндр.

Центральный цилиндр развит сильнее, чем коровая часть. Для центрального цилиндра характерно пучковое строение: он образован проводящими пучками, разделенными паренхимными участками и сердцевинной. Количество проводящих пучков в разных частях стебля не одинаково: в верхних частях стеблей, имеющих выраженную ребристую поверхность, проводящие пучки располагаются в каждом из ребер, а в нижних частях стеблей с округлым очертанием пучки расположены строго по окружности. Наименьшее количество проводящих пучков обнаружено в верхних частях стебля, к основанию их количество увеличивается, что согласуется со схемой последовательного развития анатомической структуры стебля по Е. Страсбургеру [7, с. 209–210]. Наибольшее количество пучков в нижней части стебля характерно для *Trifolium montanum* L. и достигает 15 штук.

Пучки, образуя окружность, располагаются на расстоянии от 70–101 мкм у *Trifolium montanum* L. и до 337–788 мкм у *Trifolium arvense* L. друг от друга. Форма поперечного сечения проводящих пучков неодинакова в нижней части стебля: у *Trifolium medium* L. – треугольно-клиновидная, радиальные размеры больше тангентальных, а у *Trifolium arvense* L., *Trifolium montanum* L. и *Trifolium repens* L. – почти овальная, тангентальные размеры преобладают над радиальными.

Со стороны первичной коры к пучкам прилегают склеренхимные волокна, формируя механическую обкладку пучков. Форма групп волокон неодинакова: шапковидные группы охватывают пучок с наружной тангентальной поверхности и частично охватывает его по радиальной поверхности (у *Trifolium arvense* L. и *Trifolium montanum* L.); дуговидные группы располагаются на наружной тангентальной поверхности пучка и на поперечном срезе имеют наибольшую ширину в средней части, сужаясь к перифе-

рии (у *Trifolium medium* L.); лентовидные (у *Trifolium repens* L.) – на наружной тангентальной поверхности пучка и на поперечном срезе имеют одинаковую ширину в средней части и на периферии. В отличие от клеток колленхимы, стенки клеток склеренхимы равномерно утолщенные и одревесневшие. В сравнении с волокнами кольца первичных механических элементов древесного стебля покрытосеменных, полости волокон довольно широкие, содержимое отсутствует. У *Trifolium montanum* L. и *Trifolium repens* L. в клетках, прилегающих к механической обкладке, обнаружены монокристаллы оксалата кальция кубической и ромбоидной формы.

Пучки коллатеральные открытые. Ксилема обращена адаксиально, а флоэма абаксиально. Сосуды в пучках располагаются более или менее упорядоченно, просматриваются радиальные ряды, а ситовидные трубки расположены диффузно.

К. Эзау отмечает, что у стеблей клеверов вторичный рост настолько незначителен, что он является приуроченным только к проводящим пучкам [8, с. 348], что оказывается справедливым для *Trifolium arvense* L. и *Trifolium montanum* L. В стеблях *Trifolium medium* L. и *Trifolium repens* L. обнаружен межпучковый камбий, формирующий толстостенную ксилему между пучками. Пучки оказываются соединенными в сплошное кольцо межпучковыми секторами ксилемы.

Сердцевинный луч – это участок паренхимы между проводящими пучками, который называют межпучковой паренхимой. Он тянется от сердцевины до первичной коры и состоит из крупных паренхимных клеток с утолщенными оболочками.

Сердцевина занимает центральную часть стебля. Диаметр сердцевины у изученных видов варьирует: у *Trifolium arvense* L. и *Trifolium medium* L. в пределах 570–700 мкм, а у *Trifolium montanum* L. достигает вдвое больших размеров – до 1640 мкм.

Сердцевина состоит из паренхимных клеток с толстостенными оболочками у *Trifolium arvense* L., *Trifolium montanum* L., *Trifolium medium* L. и тонкостенными оболочками у *Trifolium repens* L. Клетки округлые, многоугольные. Диаметр клеток в 2–4 раза превышает диаметр паренхимных клеток первичной коры. Периферическая часть сердцевины называется перимедуллярной зоной, клетки которой более мелкие и расположены компактно. Клетки центральной части сердцевины более крупные, расположены рыхло, имеются межклетники, заметно образование сердцевинных полостей.

Обсуждение результатов и заключение

Сравнительный анализ анатомии стеблей 4 видов рода *Trifolium* L. позволил выделить ряд особенностей строения стебля, которые мы приводим в таблице.

На основании опыта диагностики ивовых по анатомическим признакам [9, с. 86] и указанных особенностей для каждого исследованного вида *Trifolium* L. установлены комплексы анатомических признаков стебля, позволяющие проводить диагностику на уровне вида:

1. *Trifolium arvense* L.: преобладание радиального размера эпидермальных клеток над тангентальным; овальная форма полости эпидермальных клеток; утолщение только наружной тангентальной оболочки эпидермальных клеток; преобладание колленхиматозной толстостенной паренхимы в составе первичной коры; уголкового типа колленхимы; приуроченность колленхимы и проводящих пучков к ребрам стебля; шапковидная форма групп склеренхимных волокон; овальная форма поперечного сечения проводящих пучков; отсутствие межпучкового камбия.

2. *Trifolium medium* L.: тангентальный размер эпидермальных клеток больше или равен радиальному; прямоугольно-квадратная форма полости эпидермальных клеток; утолщение только наружной тангентальной оболочки эпидермальных клеток; преобладание тонкостенной основной паренхимы в составе первичной коры; уголкового типа колленхимы; основная паренхима первичной коры в виде кольца, подстилающего кол-

ленхиму стебля; дуговидная форма групп склеренхимных волокон; треугольно-клиновидная форма поперечного сечения проводящих пучков; расположение проводящих пучков по окружности стебля; наличие межпучкового камбия, формирующего элементы вторичной ксилемы.

Таблица. – Диагностические признаки стебля исследованных видов рода *Trifolium*

Ткань	Признак	<i>Tr. arvense</i>	<i>Tr. medium</i>	<i>Tr. montanum</i>	<i>Tr. repens</i>
Эпидерма	1. Утолщение наружных тангентальных стенок	+	+	–	–
	2. Утолщение стенок равномерное	–	–	+	+
	3. Полость клеток прямоугольно-квадратная	+	+	–	–
	4. Полость клеток овальная	+	–	+	+
	5. Радиальный размер клеток больше тангентального	+	–	–	–
	6. Радиальный размер меньше или равен тангентальному	–	+	–	–
	7. Радиальный размер меньше тангентального	–	–	+	+
	8. Наличие железистых волосков	–	–	+	–
Первичная кора	1. Преобладает колленхиматозная толстостенная паренхима	+	–	–	–
	2. Преобладает основная паренхима	–	+	+	+
Колленхима	1. Тип колленхимы уголкового	+	+	–	+
	2. Тип колленхимы пластинчатая	–	–	+	–
	3. Приурочена к ребрам стебля	+	–	–	–
Основная паренхима первичной коры	1. Сложение клеток плотное	+	–	–	–
	2. Хлоропласты в основной паренхиме	+	+	+	–
	3. Запасной крахмал в основной паренхиме	–	–	–	+
Проводящий цилиндр	1. Группы механических волокон шапковидные	+	–	+	–
	2. Группы механических волокон лентовидные	–	–	–	+
	3. Группы механических волокон дуговидные	–	+	–	–
	4. Кристаллоносная обкладки около групп механических волокон	–	–	+	+
	5. Поперечное сечение пучков овальное	+	–	+	+
	6. Поперечное сечение пучков треугольно-клиновидное	–	+	–	–
	7. Проводящие пучки располагаются в ребрах	+	–	–	–
	8. Проводящие пучки образуют окружность	–	+	+	+
	9. Наличие межпучкового камбия	–	+	–	+

Примечание – наличие признака обозначено знаком «+», отсутствие – знаком «–».

3. *Trifolium montanum* L.: преобладание тангентального размера эпидермальных клеток над радиальным; овальная форма полости эпидермальных клеток; равномерное утолщение оболочек эпидермальных клеток; присутствие железистых волосков в эпидерме; преобладание тонкостенной основной паренхимы в составе первичной коры; пластинчатый тип колленхимы; основная паренхима первичной коры в виде кольца, подстилающего колленхиму стебля; шапковидная форма групп склеренхимных волокон; овальная форма поперечного сечения проводящих пучков; присутствие кристаллов в паренхиме, прилегающей к группам волокон; расположение проводящих пучков по окружности стебля.

4. *Trifolium repens* L.: преобладание тангентального размера эпидермальных клеток над радиальным; овальная форма полости эпидермальных клеток; равномерное утолщение оболочек эпидермальных клеток; преобладание тонкостенной основной паренхимы в составе первичной коры; уголкового типа колленхимы; основная паренхима

первичной коры в виде кольца, подстилающего колленхиму стебля; лентовидная форма групп склеренхимных волокон; овальная форма поперечного сечения проводящих пучков; присутствие кристаллов в паренхиме, прилегающей к группам волокон; расположение проводящих пучков по окружности стебля; присутствие межпучкового камбия, формирующего элементы вторичной ксилемы.

Сравнительно-анатомический анализ стеблей 4 видов рода *Trifolium* L. позволяет сделать следующие выводы:

1. Стебли исследованных видов рода *Trifolium* L. характеризуются четким делением на эпидерму, первичную кору, центральный цилиндр. Центральный цилиндр имеет пучковое строение и включает открытые коллатеральные пучки и сердцевину с выраженной центральной полостью. Для травянистого стебля исследованных видов рода *Trifolium* L. характерна сильная паренхиматизация тканей.

2. Диагностическое значение на уровне вида имеет следующий комплекс анатомических признаков стебля *Trifolium* L.: форма эпидермальных клеток; характер утолщения оболочек эпидермальных клеток; наличие железистых волосков; характер основной паренхимы первичной коры; тип колленхимы; форма групп механических волокон; наличие кристаллоносной обкладки у групп склеренхимных волокон, сопровождающих проводящие пучки; форма поперечного сечения проводящих пучков, характер расположения проводящих пучков; наличие активного межпучкового камбия; образование сплошного кольца ксилемы.

Таким образом, установлены специфические черты анатомического строения стеблей представителей рода *Trifolium* L., комплекс которых можно использовать для диагностики на уровне вида. Расширение числа исследованных видов позволит в дальнейшем составить ключ для определения видов рода *Trifolium* L.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Яковлев, Г. П. Порядок бобовые / Г. П. Яковлев // Жизнь растений : в 6 т. / редкол. : А. Л. Тахтаджян (гл. ред.) [и др.]. – М., 1981. – Т. 5, ч. 2. – 512 с.
2. Определитель высших растений Беларуси / под ред. В. И. Парфенова. – Минск : Дизайн ПРО, 1999. – 472 с.
3. Красная книга Республики Беларусь / редкол.: Л. И. Хоружик (предс.) [и др.]. – 2-е изд. – Минск : БелЭн, 2005. – 456 с.
4. Прозина, М. Н. Ботаническая микротехника / М. Н. Прозина. – М. : Высш. шк., 1960. – 206 с.
5. Атлас ультраструктуры растительных тканей / М. Ф. Данилова [и др.] ; под ред. М. Ф. Даниловой, Г. М. Козубовой. – Петрозаводск : Карелия, 1980. – 455 с.
6. Эзау, К. Анатомия семенных растений : в 2 кн. / К. Эзау. – М. : Мир, 1980. – Кн. 2 : Морфология цветковых растений. – 558 с.
7. Бавтуто, Г. А. Ботаника. Морфология и анатомия растений : учеб. пособие / Г. А. Бавтуто, В. М. Еремин. – Минск : Высш. шк., 1997. – 375 с.
8. Эзау, К. Анатомия растений / К. Эзау ; под ред. Л. В. Кудряшова. – 2-е изд. – М. : Мир, 1969. – 564 с.
9. Еремин, В. М. Сравнительная анатомия коры ивовых : монография / В. М. Еремин, Н. В. Шкуратова. – Брест : Изд-во Брест. гос. ун-та, 2007. – 196 с.

Рукапіс паступіў у рэдакцыю 13.02.2015

Shkuratova N.V. Comparative Anatomical Analysis of the Stems of Some Clovers

The data of comparative study of the anatomy of the stems of four species of the genus Trifolium L. are represented in this article. Methodic of study is traditional in anatomy of plants. The specific features of the anatomical structure of stems, a complex which can be used for diagnostic at the species level.