

УДК 581.8: 674.031.623.234.9

АНАТОМИЯ СТЕБЛЯ ПОБЕГА *POPULUS NERVIRUBENS* ALB.

С. А. Степанов

Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, ул. Астраханская, 83
E-mail: hanin-hariton@yandex.ru

Поступила в редакцию: 22.09 2016 г.

Анатомия стебля побега *Populus nervirubens* Alb. – Степанов С. А. – Изучалась анатомия стебля однолетнего побега *Populus nervirubens* Alb. Установлены специфические особенности анатомии сердцевины, ксилемы и флоэмы тополя. Выявлено два типа клеток в центре сердцевины и многообразие клеток в зоне, граничащей с ксилемой. Ситовидные клетки флоэмы имеют ядро. Отмечено наличие цитоплазмы, ядер и пор клеточной стенки в флоэмных волокнах и склереидах. Волокна располагаются группами с различным числом отдельных волокон в группах. Между волокнами выявлено наличие межклетников. Поры многослойных клеточных стенок волокон расположены под разным углом к их продольной оси. Отдельно взятому волокну присущ свой тип и размер пор. Клеточные стенки склереид отличаются ярко выраженной слоистостью. Рядом с флоэмными волокнами и склереидами, как правило, расположены клетки кристаллоносной паренхимы. Разнообразием размеров и формы отличаются также клетки коровой паренхимы – от шарообразной до прямоугольной, от паренхимных до прозенхимных, с очень значительными межклетниками между ними. Феллема представлена 4 – 5 рядами клеток.

Ключевые слова: тополь, стебель, анатомия, ксилема, флоэма, склеренхима.

Anatomy of the stalk of shoot *Populus nervirubens* Alb. – Stepanov S. A. – The anatomy of a stalk of annual runaway *Populus nervirubens* Alb was studied. Specific features of anatomy of a core, ксилемы and флоэмы a poplar are established. It is revealed two types of cages in the centre of a core and variety of cages in a zone adjoining with xylem. Sieve phloem elements have a kernel. Presence of cytoplasm, kernels and a time of a cellular wall in phloem fibres and sklereid is noted. Fibres settle down groups with various number of separate fibres in groups. Between fibres presence intercellular space is revealed. A time of multilayered cellular walls of fibres is located under a different corner to their longitudinal axis. The type and the size of a time is inherent in separately taken fibre. Cellular walls sclereids differ strongly pronounced lamination. Near to phloem fibres and sclere-

АНАТОМИЯ СТЕБЛЯ ПОБЕГА *POPULUS NERVIRUBENS* ALB.

sclereids cages crystalline parenchyma, as a rule, are located. A variety of the sizes and forms differ also cages a cow паренхимы - from spherical to rectangular, from parenchymal to prozenhimny, with very considerable intercellular space between them. Phellem it is presented by 4 – 5 numbers of cages.

Keywords: poplar, stalk, anatomy, xylem, phloem, sclerenchyma.

Род *Populus*, как отмечал В. Л. Комаров (1934), очень древний род, появившийся на Земле уже с периода первого расцвета покрытосеменных. Однако и в настоящее время у рода *Populus* наблюдается процесс интенсивного видообразования (Богданов, 1965). Все виды рода *Populus*, число которых насчитывается порядка 110, являются самыми быстрорастущими древесными породами умеренной зоны. В России и на сопредельных территориях произрастает 34 вида и 8 гибридов тополей. Для разных видов тополей характерен длительный рост в течение вегетационного периода, более интенсивный фотосинтез, высокая активность образовательных тканей по сравнению с другими видами деревьев (Редько, 1975; Черепанов, 1995). Среди других видов тополей *Populus nervirubens* Alb., являясь гибридом между канадским и волосистоплодным видами тополей, отличается наибольшей энергией роста (Редько, 1975). Описание анатомии стебля побега данного вида в литературе нами не выявлено, что и послужило основанием для нашей работы.

Материал и методы

Для анатомических исследований использовали однолетние образцы стебля длиной 1.5 – 2 см из зоны 5-го междоузлия от апикальной части главного или боковых побегов *P. nervirubens* Alb., произрастающего на территории Ботанического сада СГУ. Для фиксации объектов, взятых в феврале и марте, использовали фиксатор Навашина (Прозина, 1960). Время фиксации составляло 24 ч, после чего осуществлялось промывание образцов в проточной воде не менее 24 ч. Затем они помещались на 3 – 4 недели в раствор глицерина и этилового спирта (96%) в соотношении 1:1. В дальнейшем отдельные блоки объектов обезвоживались, пропитывались парафином по общепринятой методике (Дженсен, 1965). Резка блоков производилась на салазочном микротоме. Толщина срезов 15–20 мкм. Срезы окрашивались гематоксилином Гейденгайна и альциановым синим, а также комплексным красителем сафранин – светлый зелёный (Дженсен, 1965).

Результаты и их обсуждение

Для *P. nervirubens*, как показали исследования, характерна типичная для древесного двудольного растения организация стебля побега (Эсау, 1969). Центральная часть стебля представлена сердцевинной, отграниченной от ксилемы перимедулярной зоной. Камбий отделяет ксилему от коровой части стебля, где различают участки проводящей и непроводящей флоэмы, коровую паренхиму, колленхиму и покровные ткани (рис. 1).

Установлены некоторые специфические особенности анатомии стебля побега данного вида. В частности, в хорошо выраженной сердцевине выявлено наличие двух типов клеток: 1 тип – клетки имеют простые поры, расположенные группами в клеточной стенке, и зернистые овальные включения; 2 тип – поры и включения отсутствуют.

На поперечных срезах стебля клетки центральной части сердцевинны, имеющие включения, расположены одиночно или чаще группами из 2 – 5 клеток, на продольных срезах – в виде нестроого вертикальных рядов.

В перимедулярной зоне сердцевинны выявлены различные по размерам и форме клетки. Отмечены одревесневшие клетки, не имеющие цитоплазменного содержимого и располагающиеся в лучах «звезды»

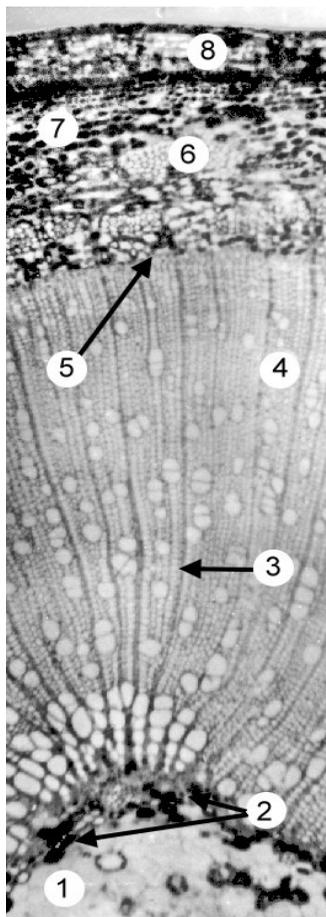


Рис. 1. Поперечный срез стебля тополя: 1 – сердцевина; 2 – перимедулярная зона; 3 – ксилемный луч; 4 – ксилема; 5 – камбий; 6 – флоэма; 7 – коровая паренхима; 8 – перидерма

АНАТОМИЯ СТЕБЛЯ ПОБЕГА *POPULUS NERVIRUBENS* ALB.

сердцевины. Одревеснение клеточных стенок данного типа клеток чётко просматривалось на поперечных и продольных срезах в поляризованном свете, а также при прокрашивании комплексным красителем сафранин–светлый зелёный. Установлено, что клеточные стенки подобных клеток тонкие и образуют боковые спиральные утолщения.

Другой тип клеток перимедулярной зоны – это клетки различных размеров (от небольших до сравнительно крупных), интенсивно окрашивающихся гематоксилином Гейденгайна. В отличие от этого типа наблюдались также маленькие клетки, не окрашивающиеся данным красителем, располагающиеся по периферии перимедулярной зоны, рядом с ксилемой. Наибольшее их число отмечено в лучах «звезды» сердцевины (см. рис. 1).

Ксилема *P. nervirubens* представлена лучевыми и осевыми паренхимными клетками, волокнами и трахеальными элементами – трахеидами и члениками сосудов. На поперечных срезах лучевые клетки ксилемы в большинстве своём однорядны, но отмечаются и двурядные лучи. Выявлено, что лучи ксилемы не обязательно связывают непрерывным рядом клеток камбий и сердцевину. Это позволяет считать, что высота луча меняется по направлению от камбия к сердцевине с уменьшением числа клеток, составляющих луч (см. рис. 1).

На продольных тангентальных срезах высота луча различна в зависимости от числа клеток, имеющих в луче. По типу клеток лучи гетерогенны, т.е. клетки луча имеют самую разную длину и ширину. Клетки ксилемного луча хорошо прокрашиваются гематоксилином, имеют крупные поровые поля с плазмодесмами и ядра различной формы: округлые и вытянутые, ланцетовидные (рис. 2).

Тип расположения клеток ксилемной паренхимы *P. nervirubens* скудно-вазицентрический, т.е. клетки, как правило, располагаются рядом с сосудами. Для клеток ксилемной паренхимы отмечено наличие ядра и хорошо выраженной цитоплазмы. По расположению сосудов ксилема *P. nervirubens* отнесена к рассеяно-сосудистому типу. Размер сосудов может быть различным (см. рис. 1, 2).

В весенней ксилеме наблюдается значительное число более крупных сосудов, меньше трахеид и волокон ксилемы. Большинство сосудов расположено рядом с лучами ксилемы и около лучей «звезды» сердцевины. В боковых побегах наибольшее число сосудов отмечается с нижней стороны стебля. Сосуды имеют простые перфорации и раз-

личного типа поровость: супротивную и очередную (со свободными, сближенными и сомкнутыми порами), лестничную и спиральную.

На поперечном срезе трахеиды и волокна располагаются в ксилеме, как правило, более или менее правильными рядами в направлении от камбия к сердцевине. Причём строгая радиальная направленность рядов трахеид и волокон четко прослеживается в зоне камбия и прилегающих к нему дифференцирующихся клетках со стороны ксилемы. В дальнейшем по направлению к сердцевине четкая радиальная направленность нарушается вследствие формирования сосудов рядом с трахеидами (см. рис. 1).

На продольных срезах побега выявлено наличие в трахеидах окаймленных пор с торусом. Ксилемные волокна имеют различную длину с более или менее заостренными концами, характерную штриховатость клеточных стенок, толщина которых незначительна, цитоплазму, простые, косо расположенные поры. В некоторых волокнах ксилемы нами отмечено наличие септ, ядра ланцетовидной формы (рис. 2).

Камбиальная зоны на поперечных срезах представлена 2–3 рядами инициалей и их производных. Следует отметить, что число веретеновидных инициалей камбия несколько больше числа лучевых инициалей (см. рис. 1). На продольных срезах лучевые инициали камбия просматриваются как прямоугольной формы клетки с шарообразным ядром. Вереновидные инициали камбия, концы которых скошены и налегают друг на друга, имеют значительную длину с ядром ланцетовидной формы. На поперечном срезе стебля производные лучевого камбия, клетки лучевой паренхимы флоэмы, имеют несколько большие размеры по сравнению с остальными клетками флоэмы (рис. 3).

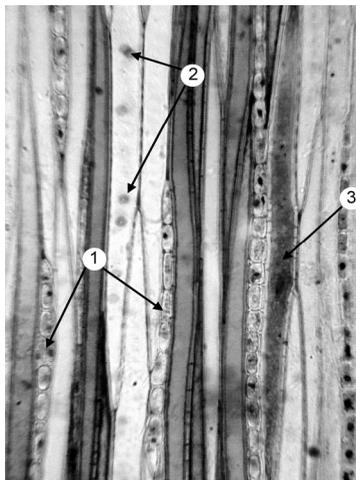


Рис. 2. Продольный срез ксилемы стебля: 1 – лучевая паренхима ксилемы; 2 – окаймленные поры трахеид; 3 – волокна ксилемы

АНАТОМИЯ СТЕБЛЯ ПОБЕГА *POPULUS NERVIRUBENS* ALB.

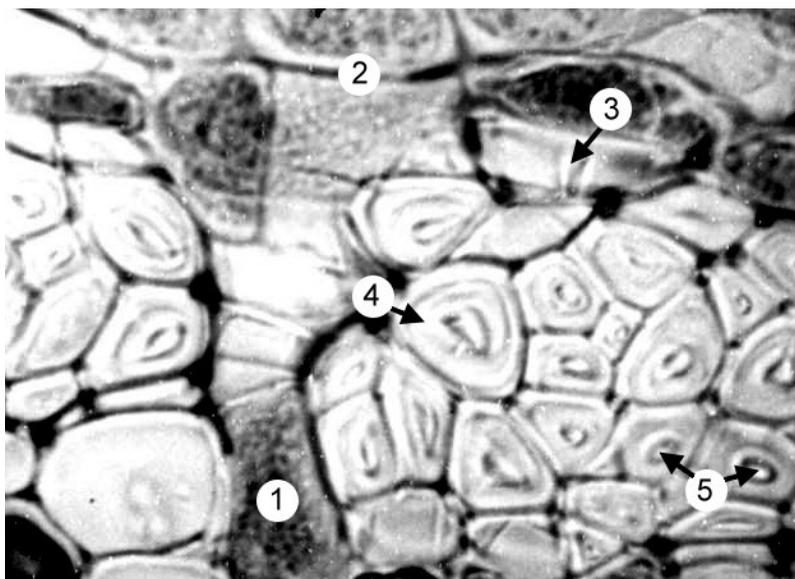


Рис. 3. Поперечный срез флоэмы стебля тополя: 1 – флоэмный луч; 2 – паренхимные клетки флоэмы; 3 – кристаллоносная паренхима; 4 – клеточная стенка флоэмного волокна склеренхимы; 5 – цитоплазма флоэмного

Отмечено, что флоэма у изученного вида представлена как последовательное чередование полос мягкого и твёрдого луба (склеренхимы). Мягкий луб в коре побега *Populus nervirubens* представлен ситовидными трубками, клетками-спутниками, клетками флоэмной паренхимы – лучевой и осевой, клетками кристаллоносной паренхимы, твёрдый луб – флоэмными волокнами и склереидами (см. рис. 3). На поперечном срезе стебля бокового побега тополя тяжи флоэмных волокон обычно залегают в определенной последовательности, при которой их большая часть располагаются в основном в верхней части и по боковым сторонам стебля.

Флоэмные волокна на поперечном срезе стебля располагаются группами с различным числом отдельных волокон в группах. Между волокнами в группах выявлено наличие межклетников, заполненных, видимо, каким-то связующим веществом, приобретающим при окра-

шивании гематоксилином Гейденгайна черный цвет. Эти группы волокон могут разделяться флоэмными лучами. В клеточной стенке флоэмного волокна на поперечном срезе установлено наличие нескольких слоёв (см. рис. 3). На продольных срезах стебля выявлено, что отдельные волокна склеренхимы располагаются со смещением относительно друг друга вдоль оси стебля.

Флоэмные волокна склеренхимы тополя отличались следующими особенностями: 1) наличием мелких или крупных пор, расположенных под косым или прямым углом к продольной оси волокна. Отмечено, что отдельно взятому волокну присущ свой тип пор; 2) присутствием цитоплазмы и ядра в полости клеток. Цитоплазма каждой из клеток связана посредством пор и, очевидно, плазмодесм (Гамалей, 1985; Sager, Lee, 2014), образуя непрерывную сеть вдоль продольной оси стебля. Рядом с флоэмными волокнами склеренхимы расположены клетки, содержащие кристаллы, возможно, оксалата кальция (рис. 4, 5).

Другим элементов твёрдого луба (склеренхимы флоэмы) являются склереиды. Как на поперечном, так и на продольном срезах стебля побега тополя нами наблюдалась концентрическая слоистость клеточной стенки склереид (рис. 6).

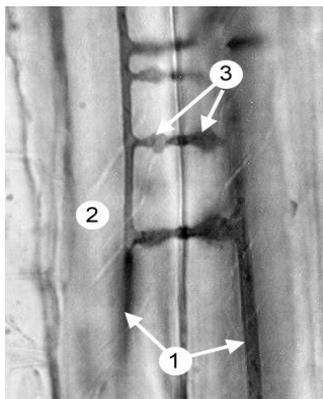


Рис. 4. Флоэмные волокна склеренхимы на продольном срезе: 1 – цитоплазма; 2 – клеточная стенка; 3 – расширения в клеточной стенке напротив пор

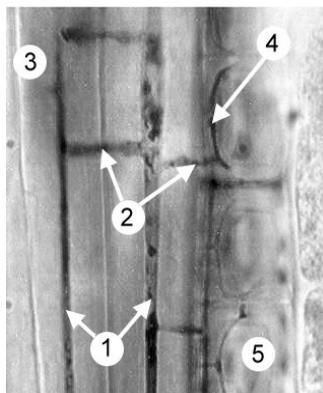


Рис. 5. Флоэмные волокна: 1 – цитоплазма; 2 – поры клеточной стенки; 3 – клеточная стенка; 4 – цитоплазматический тяж в клетке кристаллоносной паренхимы; 5 – кристалл в клетке кристаллоносной паренхимы

АНАТОМИЯ СТЕБЛЯ ПОБЕГА *POPULUS NERVIRUBENS* ALB.

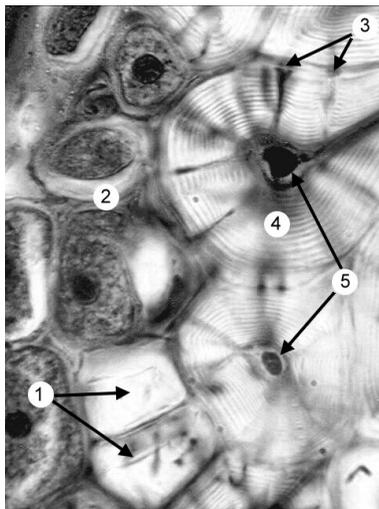


Рис. 6. Склерейды стебля тополя:
1 – кристаллоносная паренхима;
2 – клетки паренхимы; 3 – поры;
4 – клеточная стенка склерейды;
5 – ядро и цитоплазма склерейд

В склерейдах выявлено наличие ядра и цитоплазмы с множеством ответвлений через поровые поля, соединяющих склерейды или склерейды и флоэмные волокна в единой целое. В месте соединения склерейд цитоплазменные тяжи расширяются (рис. 6). Склерейды распределены в коре стебля одиночно или группами по 3 и более клеток вместе. Отмечено наличие склерейд также в коровой паренхиме и колленхиме.

Клетки, составляющие мягкий луб, значительно отличаются друг от друга в анатомо-морфологическом отношении. На поперечных срезах стебля *P. nervirubens* отмечено, что клетки лубяных лучей по мере их удаления кнаружи от камбиальной зоны вытянуты по периметру стебля и крупнее предыду-

щих флоэмных производных лучевого камбия. По мере удаления от камбиальной зоны постепенно наблюдается удлинение клеток лубяного луча вдоль продольной оси побега. Видимо, эти клетки обогащены каким-то веществом, т.к. более интенсивно прокрашиваются гематоксилином Гейденгайна. На продольных тангентальных срезах лубяные лучи однорядны. На продольных радиальных срезах клетки лубяных лучей имеют различную морфологию: короткие и вытянутые по оси органа, а также шарообразные.

Ситовидные клетки флоэмы имеют значительные размеры и вытянуты вдоль продольной оси стебля. Каждая из ситовидных клеток отделена от другой «косой» ситовидной пластинкой. На продольных срезах выявлено наличие сложных ситовидных полей в ситовидных клетках, ядер вблизи ситовидных пластинок (рис. 7).

К ситовидным клеткам, образующим в комплексе с другими такими же ситовидными клетками трубки, примыкают паренхимные

клетки с развитым протопластом, ядром с ядрышками, имеющие на продольном срезе форму вытянутых и узких клеток по сравнению с другими клетками флоэмной паренхимы. Вероятно, их можно отнести к клеткам-спутникам. Как правило, на одну ситовидную клетку приходится на продольном срезе несколько клеток-спутников.

Остальные клетки флоэмной паренхимы имеют разнообразную форму – короткие и длинные, узкие и широкие. На поперечном срезе стебля *P. nervirubens* наблюдается последовательное чередование ситовидных трубок и клеток флоэмной паренхимы.

Разнообразием размеров и формы отличаются также клетки коровой паренхимы – от шарообразной до прямоугольной, от паренхимных до прозенхимных, с наличием очень значительных межклетников. Наиболее крупные шарообразные клетки расположены рыхло в средней части коровой паренхимы. Для клеток коровой паренхимы характерно наличие простых пор. Отдельные клетки коровой паренхимы содержат кристаллы. Форма кристаллов этих клеток отличается от формы кристаллов клеток кристаллоносной паренхимы флоэмы.

Колленхима стебля *P. nervirubens* отмечается отдельными группами клеток под перидермой, отличаясь от клеток феллодермы более крупными размерами и сильным развитием межклетников. На продольных срезах форма клеток колленхимы различна – от типично паренхимной до прозенхимной со скошенными дистальными концами.

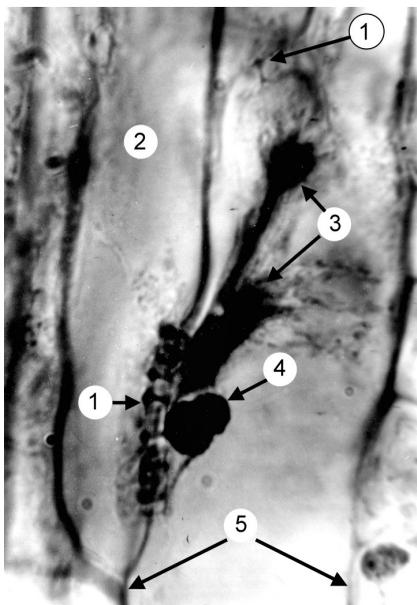


Рис.7. Ситовидные клетки флоэмы:
1 – ситовидная пластинка; 2 – полость ситовидной клетки; 3 – Ф-белок; 4 – ядро;
5 – клеточная стенка

АНАТОМИЯ СТЕБЛЯ ПОБЕГА *POPULUS NERVIRUBENS* ALB.

Перидерма стебля *P. nervirubens* окрашена в желто-коричневый цвет вследствие присутствия танина в клетках. Феллоген представлен одним рядом клеток. Так же как и клетки камбия, клетки феллогена имеют хорошо окрашиваемое ядро и гранулированную цитоплазму. Феллема представлена 4 – 5 рядами клеток. Межклетники отсутствуют. В клетках феллемы присутствует цитоплазма и ядро. Отмечено наличие пор. Клеточные стенки клеток феллемы, граничащие с эпидермисом, несколько утолщены.

Список литературы

- Богданов П. Л.* Тополя и их культура. М.: Лесн. пром-сть, 1965. 104 с.
- Гамалей Ю. В.* Плазмодесмы – межклеточные связи // Физиология растений. 1985. Т. 32, вып. 1. С.176 – 190.
- Дженсен У.* Ботаническая гистохимия. М.: Мир, 1965. 377 с.
- Комаров В. Л.* Тополя СССР // Бот. журн. СССР. 1934. Т. 19, №5. С. 495 – 511.
- Прозина М. Н.* Ботаническая микротехника. М.: Высшая школа, 1960. 254 с.
- Редько Г. И.* Биология и культура тополей. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1975. 175 с.
- Черепанов С. К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
- Эсау К.* Анатомия растений. М.: Мир, 1969. 564 с.
- Sager R., Lee J.-Y.* Plasmodesmata in integrated cell signalling: insights from development and environmental signals and stresses // J. Exp. Bot. 2014. Vol. 65, № 22. P. 6337 – 6358.