

УДК 574 + 581.5 (571.6)
ББК 28.081 (255)

Дулмажаб Юндуновна Цыренова,
доктор биологических наук, доцент,
Дальневосточный государственный гуманитарный университет
(Хабаровск, Россия), e-mail: Duma@mail.ru
Алина Павловна Касаткина,
аспирант,
Дальневосточный государственный гуманитарный университет
(Хабаровск, Россия), e-mail: pakas@itraco.kht.ru

Структурные адаптации отмельных растений Амура к условиям существования

Представлены результаты анатомического исследования вегетативных органов отмельных растений Амура на примере двух видов *Centipeda minima* и *Symphyllocarpus exilis* в связи с их адаптацией к существованию на приречных отмелях Амура. Выявлены типичные гидроморфные признаки: крупноклеточность и тонкостенность эпидермиса, поверхностные устьица, слабая дифференциация мезофилла, редукция проводящих и опорных тканей, аэренхима в надземных и подземных органах растения. К специфическим адаптивным признакам отнесены: мощное развитие в осевых органах первичной коры с аэренхимой и её сохранение в корне при вторичных изменениях, функционирование эпидермиса листа в качестве дополнительной ассимиляционной ткани и присутствие суберинизированной эндодермы в стебле. Показано, что изученные виды сочетают в себе черты пациента и эксплорента.

Ключевые слова: *Centipeda minima*, *Symphyllocarpus exilis*, анатомия вегетативных органов, адаптация, приречные отмели Амура.

Dulmazhab Yundunovna Tsyrenova,
Doctor of Biology, Associate Professor,
Far East State Humanitarian University
(Khabarovsk, Russia), e-mail: Duma@mail.ru
Alina Pavlovna Kasatkina,
Postgraduate Student,
Far East State Humanitarian University
(Khabarovsk, Russia), e-mail: pakas@itraco.kht.ru

Structure Adaptations of Amur Bank Plants to the Conditions of Existence

The anatomical researches of vegetative organs of *Centipeda minima* and *Symphyllocarpus exilis* are presented. Both of these species are river bank plants. *Symphyllocarpus exilis* is an Amur basing endemic. During the studying we found some typical hydromorphic signs: big epidermal cells with thin cell walls, weak differentiation of mesophyllous, superficial stomata, reduction of vascular and ground tissues, aerenchyma in ground and underground organs. There are some special signs of adaptation, such as: thick first bark in central organs, aerenchyma in root after secondary changes, operation of the leaf endodermis as additional assimilation tissue and suberin in the stalk endodermis. Both studied species combine features of patients and eksplerents.

Keywords: *Centipeda minima*, *Symphyllocarpus exilis*, vegetative organs anatomy, adaptations, Amur riverside banks.

Ведущими факторами существования отмельных растений выступают, прежде всего, факторы экотопа, представляющего собой меженные береговые обнажения вблизи уреза воды вдоль речного русла либо озера. Они характеризуются подвижностью и перемытостью аллювиального субстрата, иссушением верхнего слоя грунта из-за солнечной инсоляции, переувлажнением из-за близости грунтовых вод и прибойных волн. Не менее важным фактором для них служат нарушения, вызываемые однократными или периодически повторяющимися затоплениями полыми водами в начале и во второй половине лета.

Отмельные растения обладают специфическими адаптациями. Ведущую роль в их приспособлении к условиям существования играют морфологические адаптации. Они имеют жизненную форму низкорослых однолетних эфемеров, которые завершают все стадии своего онтогенеза в течение 4–6 недель, что совпадает по времени с обнажением отмелей между паводками [2; 3; 4]. Адаптация отмельных растений на других уровнях (физиологическом, анатомическом, онтогенетическом, ценогическом и др.) в доступных нам литературных источниках описана недостаточно.

Цель нашей работы – изучить структурную адаптацию отмельных растений Амура на анатомическом уровне.

Материалы и методы. Объектами изучения явились типично отмельные виды, встречающиеся в бассейне Амура – *Symphyllocarpus exilis* Maxim. (Симфилокарпус тощий) и *Centipeda minima* (L.) A. Br. et Aschers. (Сентипеда малая) из семейства Астровых.

Symphyllocarpus exilis описан в 1859 г. К. И. Максимовичем по сборам с Нижнего Амура и отнесён им к монотипному роду [5]. Распространение на ДВР: Амгунский и Уссурийский флористические районы [1]. Общее распространение: Северо-Восточный Китай. По конфигурации ареала вид относят к «амуро-сунгарийским» элементам отмельной флоры Восточной Азии [2; 6]. Вид характеризуется крайне узкой стенотопной экологической нишей. Он заселяет самую низкую и узкую полосу песчано-илистых отмелей вдоль пойменных озёр и стариц в период межени. Местообитание вида – постоянно увлажнённые участки, находятся в тесной связи с уровнем воды в водотоке.

Centipeda minima описан с п-ова Индокитай. По сравнению с предыдущим видом он имеет более широкий ареал. Распространение на ДВР: Нижне-Зейский, Амгунский и Уссурийский флористические районы [1]. Общее распространение: Монголия, Индокитай, Южная Азия, Япония, Китай, Австралия, Африка. Род *Centipeda* Lour. преимущественно австралийский. В его составе 5 видов, из которых 3 вида встречаются в Австралии [1]. Экологические ниши вида значительно шире по сравнению с предыдущим видом. Кроме отмелей пресноводных водоёмов *Centipeda minima* отмечается по морскому побережью и как сорное растение – по окраинам рисовых полей, а также по обочинам дорог. Места обитания вида менее увлажнённые и располагаются на высоких уровнях аллювиальных наносов подальше от уреза воды.

В процессе исследования нами изучалось анатомическое строение корня, стебля и листа в связи с адаптацией видов к условиям существования. Материал собран при обследовании отмелей оз. Большое и многочисленных стариц в левобережной пойме р. Амур в районе железнодорожных станций Покровская и Тельмана в июле 2012 г. Для фиксации в 70-процентном спирте использовали цветущие экземпляры. Анатомические исследования проведены по общепринятой методике. Подсчёт устьиц сначала проводили в поле зрения микроскопа, а затем пересчитывали на 1 мм² листовой поверхности. Коэффициент палисадности определяли как соотношение толщины палисадной ткани к толщине всего мезофилла в процентах. Просмотр и фотографирование препаратов, измерение признаков осуществлены с помощью цифрового микроскопа Микромед-2 и цифровой фотокамеры Canon EOS1000D.

Результаты и их обсуждение. В строении листа (рис., фото 1–3) изученных видов наблюдается равнозначность верхней и нижней стороны листовой пластинки. Очертания антиклинальных стенок одинаково извилистые. Лист амфистоматный с устьицами на верхней и нижней стороне листа. Устьица поверхностные, замыкающие клетки расположены вровень с основными клетками эпидермиса. На поперечном срезе листа видны крупные подустыичные пространства. Устьичные щели открытые. Эпидермальные клетки содержат хлоропласты. Мезофилл листа слабо дифференцированный – палисадную и губчатую ткани можно определить лишь по ориентации клеток. Мезофилл компактный, почти без межклетников и представлен паренхимными округлыми клетками с крупными хлоропластами. Проводящие и опорные ткани развиты слабо. Пучки глубоко погружены в мезофилл и отделены от него более мелкоклеточной обкладочной паренхимой.

Видовое различие листьев заключается в некоторых количественных показателях. Так, коэффициент палисадности *Centipeda minima* – 29,7 %, количество устьиц на 1 мм² верхнего эпидермиса листа ~32, что превышает количество устьиц нижнего эпидермиса (~20); у *Symphyllocarpus exilis* коэффициент палисадности – 14,3 %, количество устьиц на 1 мм² верхнего эпидермиса ~22, нижнего эпидермиса ~32.

В строении стебля (рис., фото 4–5) отмечена большая протяжённость зоны первичной коры по сравнению с небольшим центральным цилиндром. Первичная кора занята аэренхимой. Перициклическое происхождение имеют небольшие «шапочки» волокон над пучками. Центральный цилиндр пучкового типа. Пучки располагаются в один круг. Они коллатеральные, открытые. Межпучковый камбий отсутствует.

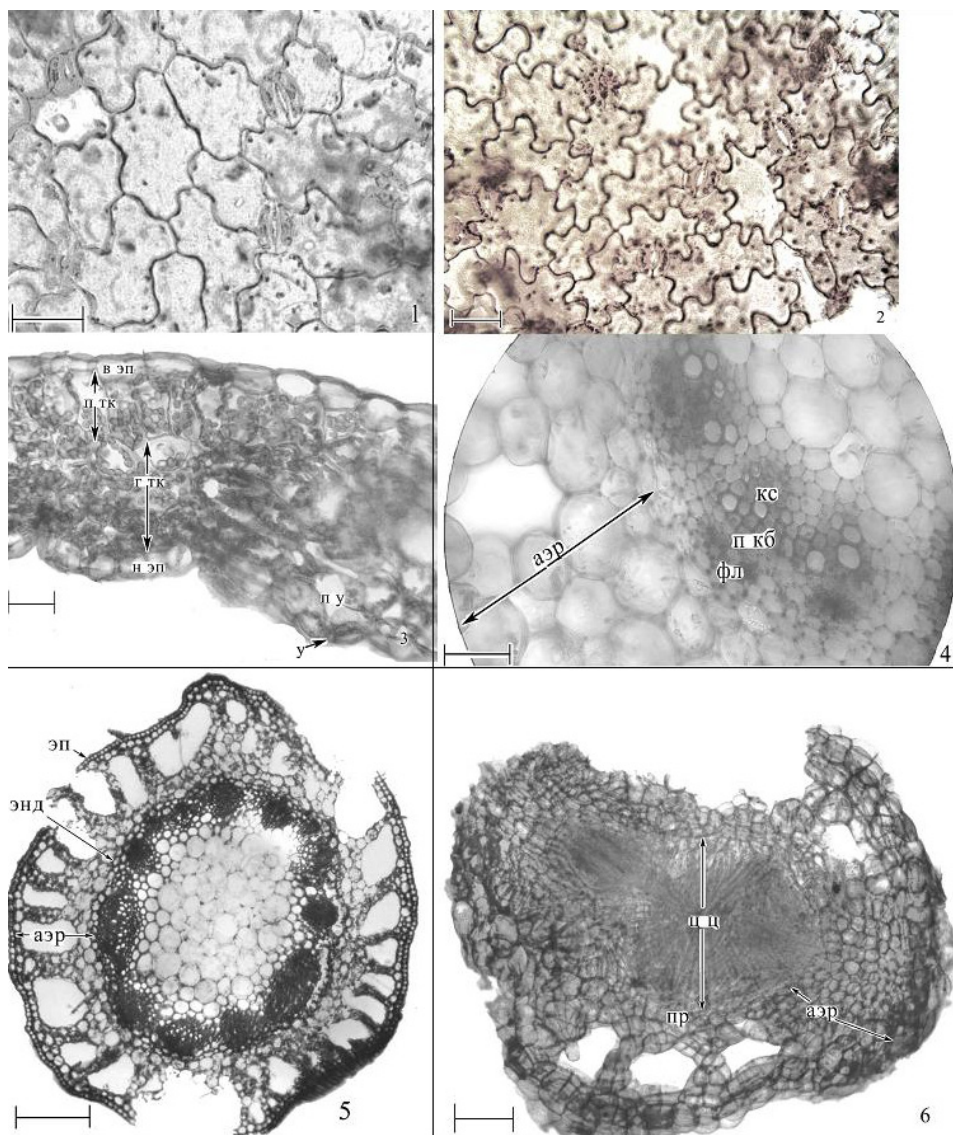


Рис. Строение вегетативных органов *Centipeda minima* и *Symphyllocarpus exilis*:
 1 – верхний эпидермис *C. minima*; 2 – нижний эпидермис *C. minima*; 3 – поперечный срез листа *C. minima*: в. эп. – верхний эпидермис, н. эп. – нижний эпидермис, п. тк. – палисадная ткань, г. тк. – губчатая ткань, у. – устьице, п. у. – подустьичное пространство; 4 – поперечный срез стебля *C. minima*: кс. – ксилема, п. кб. – пучковый камбий, фл. – флоэма, аэр. – аэренхима первичной коры;
 5 – поперечный срез стебля *S. exilis*: эп. – эпидерма, аэр. – аэренхима первичной коры, энд. – эндодерма; 6 – поперечный срез корня *C. minima*: аэр. – аэренхима первичной коры, пр. – пробка, ц. ц. – центральный цилиндр. Масштабные линейки, мкм: 1–4 – 4, 7; 5–6 – 12

Различия видов проявляются по строению эндодермы: у *Centipeda minima* она не выражена, напротив, у *Symphylocarpus exilis* эндодерма отчётливо выражена и хорошо заметна по суберинизированным клеточным стенкам. В строении корня (рис., фото 6) обнаруживается сочетание тканей первичного и вторичного происхождения. Первичная кора с аэренхимой занимает больший объём, чем центральный цилиндр, представленный сплошным кольцом вторичных проводящих тканей. На границе первичной коры и центрального цилиндра располагаются несколько слоёв молодой перидермы, возникающей, по всей видимости, во флоэме.

Таким образом, изучение анатомического строения вегетативных органов у *Centipeda minima* и *Symphylocarpus exilis* выявляет типичные признаки, свойственные травянистым двудольным растениям с гидроморфной структурой. Выше отмеченные анатомические различия между двумя исследованными видами связаны с видоспецифичностью.

Анализируя структурные адаптации рассмотренных видов, обращаем внимание на то, что эфемерная стратегия вида отражается в некоторой упрощённости и редукции анатомических структур. Они заключаются в равнозначности верхней и нижней сторон листовой пластинки, в кратковременном функционировании вторичных меристем в осевых органах и, как следствие, слабой развитости вторичной покровной ткани в корне.

Адаптивных признаков, обеспечивающих приспособление двух изученных видов к существованию на отмелях, достаточно много. Они образуют целый комплекс типичных гидроморфных признаков, таких как крупноклеточность эпидермиса, тонкостенность его клеток, небольшая толщина кутикулы, поверхностное расположение устьиц и наличие крупных подустьичных пространств. Также необходимо отметить слабую дифференциацию мезофилла, слабое развитие проводящих и опорных тканей, присутствие аэренхимы в надземных и подземных органах растения. Названные особенности эпидермиса способствуют активному поверхностному водообмену растений. Первостепенное значение для этих растений в условиях прибрежных отмелей приобретает аэренхима, во-первых, как система проветривания, во-вторых, как опорная система, замещающая собой истинные опорные ткани, и, наконец, в-третьих, как система плавучести при затоплении водой. При вторичных изменениях в корне первичная кора с развитой аэренхимой сохраняется. Это достигается, в свою очередь, благодаря замедленному формированию перидермы, которая при полном своём развитии способствовала бы сбрасыванию этой крайне необходимой гистологической зоны для существования растения.

Периодические затопления водами растений способствуют тому, что у изученных видов дополнительной ассимиляционной тканью, наряду с мезофиллом, становится эпидермис: хлоропласты имеются не только в замыкающих клетках устьиц, но и в основных эпидермальных клетках. Присутствие суберинизированной эндодермы в стебле у *Symphylocarpus exilis* защищает центральный цилиндр стебля от выщелачивающего действия воды при затоплениях растений.

Обнаруженные нами анатомические адаптации у двух отмельных видов позволяют характеризовать виды по стратегии как пациенты, приспособленные к условиям существования с помощью специальных адаптаций. В то же время по жизненной форме их необходимо рассматривать как рудералы, приспособленные к сильным нарушениям местообитаний. Таким образом, отмельные виды – *Centipeda minima* и *Symphylocarpus exilis* – сочетают в себе черты пациента и эксплорента.

Список литературы

1. Баркалов В. Ю., Коробков А. А., Цвелев Н. Н. Астровые – *Asteraceae* // Сосудистые растения Советского Дальнего Востока / отв. ред. С. С. Харкевич. СПб., 1992. Т. 6. С. 9–413.
2. Ворошилов В. Н. Об отмельной флоре умеренных областей муссонного климата // Бюл. Глав. бот. сада АН СССР. М., 1986. Вып. 68. С. 45–48.

3. Нечаев А. П., Гапека З. И. Эфемеры меженной полосы берегов нижнего Амура // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 8. С. 1127–1137.
4. Нечаев А. П. Симфилокарпус тощий на берегах Амура // Учёные записки ХГПИ. Сер. «Естественные науки». Хабаровск, 1970. Т. 26. С. 94–99.
5. Maximovicz C. J. Primitiae flora Amurensis // Versuch einer Flora des Amurlandes. St.-Peterburg, 1859. 504 p.
6. Vorobyeva A. N. The areal of *Symphyllocarpus exilis* Maxim. (Asteraceae), an endemic species of Amur river basin // Abstracts of the symposium «The East Asian Flora and its role in the formation of the world's vegetation». Vladivostok, 2012. P. 97.

References

1. Barkalov V. Ju., Korobkov A. A., Cvelev N. N. Astrovyje – Aster-aceae // Sosudistye rastenija Sovetskogo Dal'nego Vostoka / otv. red. S. S. Harkevich. SPb., 1992. Т. 6. S. 9–413.
2. Voroshilov V. N. Ob otmel'noj flore umerennyh oblastej mus-sonnogo klimata // Bjul. Glav. bot. sada AN SSSR. M., 1986. Vyp. 68. S. 45–48.
3. Nechaev A. P., Gapeka Z. I. Jefemery mezhennoj polosity beregov nizhnego Amura // Bot. zhurn. 1970. Т. 55. № 8. S. 1127–1137.
4. Nechaev A. P. Simfilokarpus toshhij na beregah Amura // Uchjonye zapiski HGPI. Ser. «Estestvennye nauki». Habarovsk, 1970. Т. 26. S. 94–99.
5. Maximovicz C. J. Primitiae flora Amurensis // Versuch einer Flora des Amurlandes. St.-Peterburg, 1859. 504 p.
6. Vorobyeva A. N. The areal of *Symphyllocarpus exilis* Maxim. (Asteraceae), an endemic species of Amur river basin // Abstracts of the symposium «The East Asian Flora and its role in the formation of the world's vegetation». Vladivostok, 2012. P. 97.

Статья поступила в редакцию 06.11.2013