

УДК 581.522.4+581.543
ББК Е581+Д891

Ольга Александровна Попова,
доктор биологических наук, профессор,
Забайкальский государственный университет
(Чита, Россия), e-mail: olga.popova-54@yandex.ru

Структурные адаптации листьев некоторых раннецветущих растений Восточного Забайкалья¹

На примере 4 раннецветущих видов растений Восточного Забайкалья, близких друг к другу систематически, исследовано строение эпидермиса и мезофилла листовых пластинок. Виды *Primula farinose* и *Ranunculus rigescens* принадлежат к ранневесеннецветущим видам и зацветают в первой декаде мая, а *Ranunculus propinquus* и *Primula nutans* относятся к средневесеннецветущим видам, зацветающим после 15 мая. Проведённое сравнение анатомического строения листа видов рода *Primula* и *Ranunculus* показало, что ранневесеннецветущие виды имеют больше признаков ксероморфной структуры, а средневесеннецветущие виды являются более мезофильными и светолюбивыми. Все имеющиеся в строении листьев отличия связаны с адаптацией растений к их росту и развитию в весенний период и имеют экологическое значение.

Ключевые слова: раннецветущие растения, анатомическое строение листа, структурные адаптации, Восточное Забайкалье.

Olga Aleksandrovna Popova,
Doctor of Biology, Professor,
Transbaikal State University
(Chita, Russia), e-mail: olga.popova-54@yandex.ru

Structural Adaptations of Some Early Blooming Plant Leaves in Eastern Transbaikalia

The structure of laminas' epidermis and mesophile exemplified by 4 species of early blooming plants of Eastern Transbaikalia is investigated. *Primula farinose* and *Ranunculus rigescens* species are considered to be early spring blooming plants and they blossom in the first decade of May, *Ranunculus propinquus* and *Primula nutans* are middle spring blooming plants which are in bloom after May 15. The comparison of anatomical structure of *Primula* and *Ranunculus* leaves has shown that early spring blooming plants have more characteristics of the xeromorphic composition, and middle spring blooming plants are more mesophilous and heliophilous. All differences in the leaf structure are connected with plants adaptation to their growth and development in the spring time and have ecological meaning.

Keywords: early blooming plants, anatomical structure of leaf, structural adaptations, Eastern Transbaikalia.

Изучение анатомической структуры растений является одним из доступных и признанных методов выявления адаптационных возможностей растений к различным экологическим условиям. Особую роль играют листья, в которых осуществляются важнейшие функции, такие как фотосинтез, транспирация и газообмен. Выполнение этих функций связано со строением листа, которое представляет собой комплекс приспособительных структур.

Особенности анатомического строения листьев растений достаточно полно отражают их адаптацию к условиям произрастания. Общий план строения листа, являющийся чутким индикатором условий увлажнения, также представляет немалый экологический интерес. Важность анатомических исследований растений отмечали многие ботаники [1; 5; 7; 8; 9]. По мнению В. К. Василевской [2], такие исследования создают представление о степени специализации вида, позволяют судить о его происхождении и понять пути адаптации к условиям обитания.

¹Работа выполнена в рамках Государственного задания вузу Минобрнауки РФ, № 4.3758.2011.

Для лучшего понимания процессов адаптации раннецветущих растений к раннему развитию и цветению следует также остановиться на сравнении анатомического строения видов, близких друг к другу систематически, но развивающихся и цветущих в разные сроки. Примером таких растений могут служить следующие пары видов. Из рода *Primula* виды *Primula farinose* L. и *Primula nutans* Georgi, а из рода *Ranunculus* виды *Ranunculus rigescens* Turcz. ex Ovcz. и *Ranunculus propinquus* C. A. Meyer. Виды *R. propinquus* и *P. nutans* относятся к средневесеннецветущим видам, а *P. farinose* и *R. rigescens* принадлежат к ранневесеннецветущим видам, которые зацветают в первой декаде мая.

Материалы и методы. Материал собран автором в процессе полевых исследований с 2009 по 2011 гг. в Восточном Забайкалье. Анатомические исследования проводились по общепринятой методике У. Дженсен [4], М. Н. Пронзиной [10], с небольшими собственными дополнениями, на свежесобранном материале у 4 видов раннецветущих растений (*P. farinose*, *P. nutans*, *R. rigescens*, *R. propinquus*). Поперечные срезы делали бритвой от руки через весь лист в его средней части. Верхний и нижний эпидермис также снимался в средней части листа. Основные элементы анатомической структуры измеряли и подсчитывали на листьях с 10 особей каждого вида и более в 5-кратной повторности, т. е. среднее значение признака выводилось из 30–50 измерений, которые велись под микроскопом МБИ–3 с помощью шкалы окуляра–микрометра. Данные пересчитывались в микрометры (мкм). Рисунки по анатомии листьев сделаны с помощью рисовального аппарата РА–4.

Результаты и их обсуждение. Лист *R. rigescens* мезоморфный, с тонкой листовой пластинкой, амфистоматический (табл.). Клетки верхнего и нижнего эпидермисов одинаковые по размерам и форме. Они имеют среднюю величину, волнистые на верхней и слабо извилистые контуры на нижней стороне листа (рис. 1, I). Клеточные стенки пронизаны многочисленными порами и имеют утолщённые «чётковидные» оболочки. Устьица аномоцитного типа находятся на одном уровне с другими клетками эпидермиса. На нижнем эпидермисе устьиц почти в два раза больше, чем на верхнем эпидермисе. Мезофилл листа гетерогенный, плотноразвивенный, состоит из 2 рядов клеток палисадной ткани и 4–5 рядов клеток губчатой ткани, в которой клетки достаточно плотно сложены. Клетки нижнего эпидермиса и мезофилла не соприкасаются плотно, т. к. между ними образуется воздушная полость. Она выполняет функцию воздушной подушки, защищающей лист от действия более низких температур почвы. Проводящие пучки мелкие, многочисленные, без развитой склеренхимы.

Таблица

Количественно-анатомические показатели листьев раннецветущих растений Восточного Забайкалья

№ п/п	Виды	Толщина листа, мкм	Число клеток эпидермиса на ед. S, мм ²		Число устьиц на ед. S, мм ²	
			верхний	нижний	верхний	нижний
<i>Ранневесенние</i>						
1	<i>Ranunculus rigescens</i>	184	600	672	84	120
2	<i>Primula farinosa</i>	136	696	1080	42	210
<i>Средневесенние</i>						
3	<i>Ranunculus propinquus</i>	200	240	180	36	51
4	<i>Primula nutans</i>	174	480	720	21	168

Лист *R. propinquus* мезоморфный, амфистоматический. Он имеет тонкую листовую пластинку (табл.). Клетки эпидермиса крупноклеточные, при этом клетки верхнего эпидермиса крупнее, чем нижнего. Первые имеют волнистые, а вторые извилистые клеточные стенки (рис. 1, II). Устьица аномоцитного типа. На нижнем эпидермисе устьиц немного больше, чем на нижнем эпидермисе. На обеих сторонах листа имеются длинные однокле-

точные волоски. Мезофилл листа дорзивентральный, с чёткой дифференциацией на палисадную и губчатую ткань. Клетки палисадной ткани состоят из 1 ряда длинных клеток плотного сложения, клетки губчатой ткани крупноклеточные, с развитыми межклетниками. Коэффициент палисадности – 0,65.

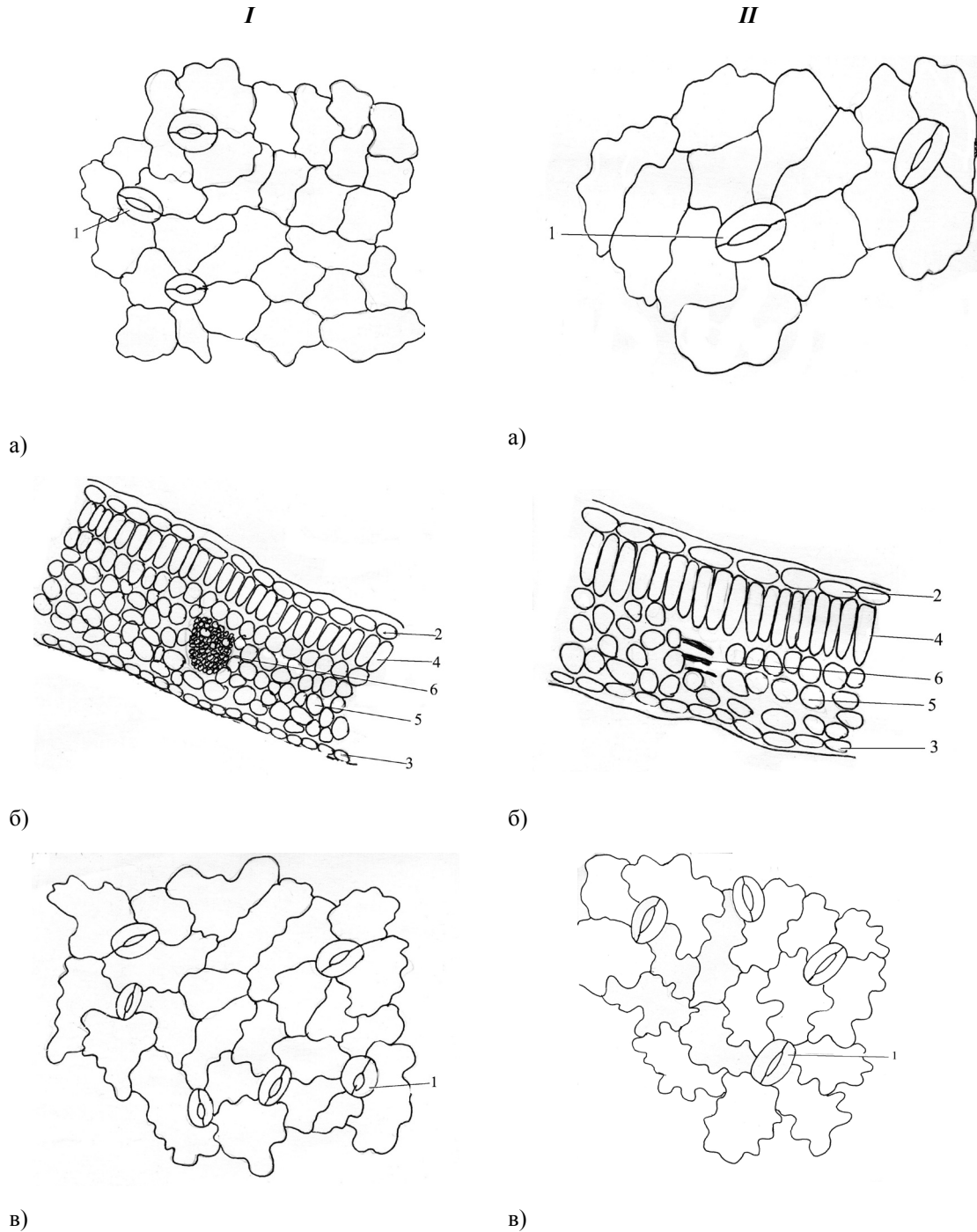


Рис. 1. Анатомическое строение листа
Ranunculus rigescens (I), *Ranunculus propinquus* (II):
 а, в – верхний и нижний эпидермис; б – поперечный срез листа;
 1 – устьица; 2 – верхний эпидермис; 3 – нижний эпидермис;
 4 – клетки столбчатой ткани; 5 – клетки губчатой ткани; 6 – проводящий пучок

Лист *P. farinosa* ксеромезоморфный, амфистоматический. Клетки верхнего эпидермиса крупные, изодиаметрические, со слегка волнистыми клеточными стенками, а клетки нижнего эпидермиса более мелкие, с волнистыми стенками (табл.). Устьица аномоцитные, крупные, округлой формы, расположенные в основном на нижней стороне листа (рис. 2, II). Мезофилл листа плотный, гомогенный. Состоит из 5–6 рядов плотно сложенных паренхимных клеток без межклетников.

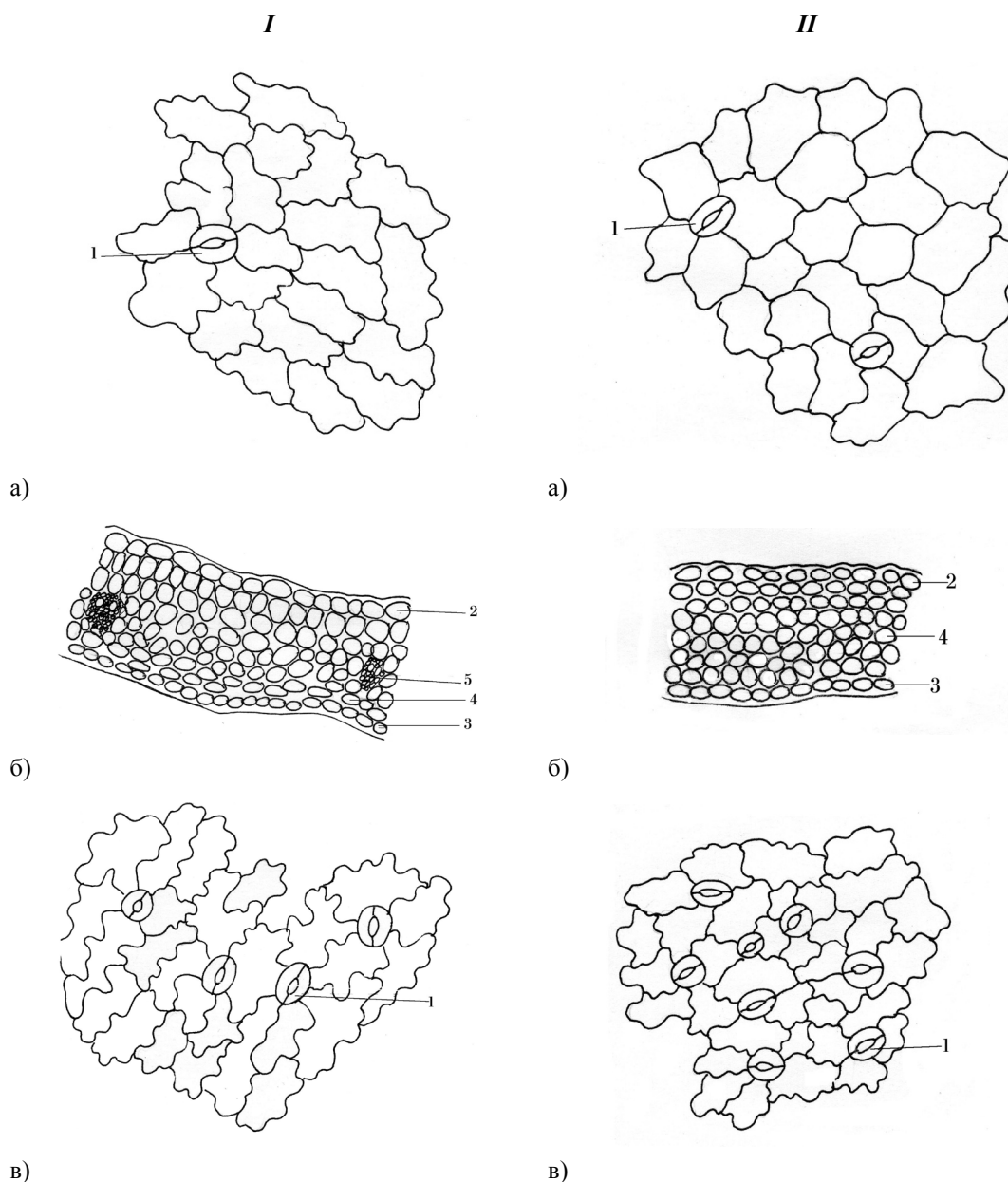


Рис. 2. Анатомическое строение листа

Primula nutans (I), *Primula farinose* (II):

а, в – верхний и нижний эпидермис; б – поперечный срез листа;

1 – устьица; 2 – верхний эпидермис; 3 – нижний эпидермис;

4 – клетки губчатой ткани; 5 – проводящий пучок

Лист *P. nutans* амфистоматический, тонкий, имеет мезоморфную структуру (табл.). Клетки адаксиального эпидермиса мелкие, их боковые стенки волнистые, на нём образуется небольшое число устьиц. Клетки абаксиального эпидермиса более крупные, их боковые

стенки сильно извилистые (рис. 2, 1), а многочисленные устьица расположены на одном уровне с другими клетками эпидермиса. Мезофилл листа состоит из 5–6 рядов слабо дифференцированных клеток. Из них два ряда более плотносложенных паренхимных клеток и 3–4 ряда клеток с небольшими межклетниками. Проводящие пучки мелкие, немногочисленные, без механической ткани.

Сравнительная характеристика видов рода *Ranunculus* (рис. 1) показывает, что у *R. propinquus* в анатомическом строении листа выражены признаки мезоморфной структуры. Это проявляется в том, что у данного вида по сравнению с *R. rigescens* имеется более толстая листовая пластинка, толщина их листовых пластинок выражается цифрами 184 и 200 мкм. Клетки верхнего и нижнего эпидермиса у *R. rigescens* в 2–3 раза мельче, по сравнению с таковыми у *R. propinquus* (табл.). Небольшое по сравнению с *R. rigescens* число устьиц, образующихся как на верхней, так и на нижней стороне листа у *R. propinquus*, также свидетельствует об их несколько разной экологической природе. Мезофилл листа обоих видов также отличается. Отличия этих видов по размерам коэффициента палисадности незначительные. У *R. rigescens* он равен 0,5, а у *R. propinquus* чуть больше и составляет 0,75. Более значительные отличия имеются в размерах клеток столбчатой ткани и плотности сложения клеток губчатой паренхимы. Губчатый мезофилл у *R. rigescens* сложен плотно, практически без межклетников, а у *R. propinquus* имеет многочисленные межклетники. Клетки столбчатой ткани отличаются по высоте. У *R. propinquus* они составляют в среднем 69,7 мкм и поэтому почти в два раза длиннее, чем у *R. rigescens*. У последнего вида клетки столбчатой ткани имеют высоту 41,1 мкм. Таким образом, сравнение анатомического строения видов рода лютик показало, что *R. propinquus* является видом более мезофильным и светолюбивым. Последний признак, на наш взгляд, вероятно, определяется тем, что *R. propinquus* более крупное по размерам растение и в весенний период не в такой степени, как *R. rigescens*, затеняется ветошью отмерших прошлогодних побегов.

Следующая пара видов (*P. farinose* и *P. nutans*) не менее интересна для сравнительного анализа по анатомическому строению. Как у лютиков более поздние сроки зацветания определяет появление в анатомическом строении листа некоторых признаков мезоморфной структуры, так и у *P. nutans* прослеживается сходная тенденция. Этот вид, в отличие от *P. farinose*, имеет более толстую листовую пластинку, большие по размерам клетки верхнего и нижнего эпидермиса, боковые стенки которых более извилистые (рис. 2). Число устьиц на 1 мм² у *P. nutans* почти в два раза меньше, чем у *P. farinose* (табл.). Если же рассмотреть и детально сравнить между собой мезофилл обоих видов, то видно, что по этому признаку виды отличаются незначительно. Оба вида имеют гомогенный тип строения мезофилла, только у *P. farinose* он имеет более плотное сложение, и клетки мезофилла, как и клетки эпидермиса, мельче по размерам (рис. 2). Таким образом, из двух изученных видов рода *Primula* более рано зацветающий вид *P. farinose* в анатомическом строении листа имеет больше признаков ксероморфной структуры.

На основании сравнения анатомического строения видов рода *Primula* и *Ranunculus* можно сделать вывод, что эти виды приспособлялись к определённым условиям роста и развития, в связи с чем у них происходили изменения в анатомической структуре. Все имеющиеся в их строении отличия связаны непосредственно с адаптацией растений, т. е. все они имеют экологическое значение. Наличие признаков ксероморфной структуры у растений, зацветающих в более ранние сроки (*P. farinose*, *R. rigescens*), можно также попробовать объяснить ещё одной важной особенностью почв Забайкалья, которую выделила Н. А. Ногина [6]. Её исследования показали, что в сухие холодные весенние месяцы биологические процессы в почвах Забайкалья протекают вяло, что отражается на содержании в ней подвижных форм азота. В весенние месяцы растения существуют в основном за счёт азота, сохраняющегося с осени предыдущего года, а запасы его в почве явно недостаточны. Именно в эти месяцы растения испытывают наиболее резкую недостаточность азота или азотное голодание. У них, так же как у растений верховых сфагновых болот, ксероморфные

признаки в анатомическом строении листьев, как указывал М. С. Двораковский [3], определяются солевым, особенно азотным, голоданием, которое обусловлено бедностью субстрата минеральными солями, главным образом нитратами, несмотря на обилие воды в почве.

Таким образом, сравнительный анализ анатомического строения листьев ранневесеннецветущих растений Забайкалья показал, что оно весьма разнообразно и обусловлено различными путями адаптации изученных растений. Но общими признаками для них является ксероморфная структура, характеризующаяся значительной редуцией размеров листовой пластинки, мелкоклеточным эпидермисом с многочисленными мелкими устьицами. Все перечисленные выше признаки обеспечивает значительную устойчивость растений к росту и развитию в неблагоприятный ранневесенний период, что определяется низкими температурами и ничтожным количеством осадков, выпадающих в это время, и в связи с этим высокой сухостью воздуха и почвы.

Список литературы

1. Буинова М. Г., Бадмаева Н. К., Бардунова Л. К. Анатомия листа растений Забайкалья. Улан-Удэ: Изд-во БГУ, 2002. 152 с.
2. Василевская В. К. Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1954. 184 с.
3. Двораковский М. С. Экология растений. М.: Высш. шк., 1983. 189 с.
4. Дженсен У. Ботаническая гистохимия. М.: Мир, 1965. 337 с.
5. Мирославов Е. А., Кравкина И. М. Сравнительная анатомия листа растений, произрастающих в горах на разных высотах // Бот. журн. 1990. Т. 83. № 3. С. 368–375.
6. Ногина Н. А. Почвы Забайкалья. М.: Наука, 1964. 314 с.
7. Плетник Р. Я. Морфологическая эволюция бобовых Юго-Восточного Алтая. Новосибирск: Наука; Сиб. отд-ние, 1979. 214 с.
8. Попова О. А. Анатомическое строение листьев некоторых ранневесеннецветущих растений Восточного Забайкалья // Учёные записки ЗабГГПУ им. Н. Г. Чернышевского. Сер. «Естественные науки». 2013. № 1(48). С. 37–45.
9. Попова О. А. Биолого-анатомические особенности некоторых раннецветущих растений Даурской лесостепи: материалы междунар. конф. «Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья». Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2000. С. 39–42.
10. Пронзина М. Н. Ботаническая микротехника. М.: Высш. шк., 1960. 206 с.
11. Эсау К. Анатомия растений. М.: Мир, 1980. 558 с.

References

1. Buinova M. G., Badmaeva N. K., Bardunova L. K. Anatomija lista rastenij Zabajkal'ja. Ulan-Udje: Izd-vo BGU, 2002. 152 s.
2. Vasilevskaja V. K. Formirovanie lista zasuhoustojchivyh rastenij. Ashhabad: Izd-vo AN TSSR, 1954. 184 s.
3. Dvorakovskij M. S. Jekologija rastenij. M.: Vyssh. shk., 1983. 189 s.
4. Dzhensen U. Botanicheskaja gistohimija. M.: Mir, 1965. 337 s.
5. Miroslovov E. A., Kravkina I. M. Sravnitel'naja anatomija lista rastenij, proizrastajushhih v gorah na raznyh vysotah // Bot. zhurn. 1990. T. 83. № 3. S. 368–375.
6. Nogina N. A. Pochvy Zabajkal'ja. M.: Nauka, 1964. 314 s.
7. Pletnik R. Ja. Morfologicheskaja jevoljucija bobovyh Jugo-Vostochnogo Altaja. Novosibirsk: Nauka; Sib. otd-nie, 1979. 214 s.
8. Popova O. A. Anatomicheskoe stroenie list'ev nekotoryh ran-nevesennecvetushhih rastenij Vostochnogo Zabajkal'ja // Uchjonye zapiski ZabGGPU im. N. G. Chernyshevskogo. Ser. «Estestvennye nauki». 2013. № 1(48). S. 37–45.
9. Popova O. A. Biologo-anatomicheskie osobennosti nekotoryh rannecvetushhih rastenij Daurskoj lesostepi: materialy mezhdunar. konf. «Flora, rastitel'nost' i rastitel'nye resursy Zabajkal'ja». Novosibirsk: Izd-vo SO RAN, 2000. S. 39–42.
10. Pronzina M. N. Botanicheskaja mikrotehnika. M.: Vyssh. shk., 1960. 206 s.
11. Jesau K. Anatomija rastenij. M.: Mir, 1980. 558 s.

Статья поступила в редакцию 19.10.2013