УДК 574 + 581.5 (571.6)
ББК 28/081 (255)

Дулмажаб Юндуновна Цыренова,
доктор биологических наук, доцент,
Дальневосточный государственный гуманитарный университет
(680000, Россия, г. Хабаровск, ул. Карла Маркса, 68)
e-mail: Duma@mail.ru

Алина Павловна Касаткина,
аспирант,
Дальневосточный государственный гуманитарный университет
(680000, Россия, г. Хабаровск, ул. Карла Маркса, 68)
e-mail: pakas@itraco.kht.ru

Структурные адаптации отмельных растений Амура к условиям существования: Сообщения 2

В статье продолжено обсуждение результатов исследований структурных адаптаций отмельных растений бассейна реки Амур к условиям существования на микроморфологическом уровне. Объекты дальнейших наших исследований – восточноазиатский вид *Gratiola japonica* Miq. (Авран японский), евроазиатский вид *Limosella aquatica* L. (Лужница водяная) и плюрирегиональный вид *Lindernia procumbens* (Krock.) Borb. (Линдерния лежачая) из сем. Норичниковые. Все они – преимущественно отмельной экологии на всём протяжении ареала. У них обнаружено сочетание типичных гидроморфных и специфических адаптивных микропризнаков. Адаптация видов к песчано-илистым меженным местообитаниям осуществляется благодаря гистологическим преобразованиям тканей растения. При этом узкая специализация видов не затрагивает типичного строения органов растений и не вызывает упрощения их внутренней структуры. Адаптивное значение имеют следующие микропризнаки: суберинизация кортикальных тканей и кутинизация поверхностных тканей, развитие аэренхимы со схизогенными полостями, отгороженными друг от друга живыми ненарушенными паренхимными клетками, склерифицированный сплошной центральный цилиндр. Изученным видам свойственны в большей степени признаки сухопутной микроморфологии (склерификация, суберинизация и кутинизация тканей), нежели гидрофитной. Предположено, что специфический отмельный комплекс сложился преимущественно из сухопутных видов.

Ключевые слова: *Gratiola japonica*, *Limosella aquatica*, *Lindernia procumbens*, микроморфология, песчано-илистые меженные отмели, адаптация, Среднеамурская низменность.

Dulmazhab Yundunovna Tsyrenova,
Doctor of Biology, Associate Professor,
Far East State Humanitarian University
(68 Karl Marx St., Khabarovsk, Russia, 680000)
e-mail: Duma@mail.ru

Alina Pavlovna Kasatkina,
Postgraduate Student,
Far East State Humanitarian University
(68 Karl Marx St., Khabarovsk, Russia, 680000)
e-mail: pakas@itraco.kht.ru

Structure Adaptations of Amur Bank Plants to the Conditions of Existence: Report 2

The article presents the structural adaptation of the Amur River bank plant to basic conditions of existence at the micro-morphological level on the example of three stenotopic species: *Gratiola japonica* Miq.,*Limosella aquatica* L. and *Lindernia procumbens* (Krock.) Borb. (fam. S*crophulariaceae*). It was revealed that adaptation of species to the sandy-muddy bank habitats is carried out thanks to the histological changes of plant tissues. The narrow specialization of the species do not affect to the typical structure of plant organs and reduction of their internal structure. Adaptive value has the following micro-features: the suberization of cortex andcutinization of epidermis surface, the development of the aerenchyma with the schizogenic air cavities, separated from each other the live natural parenchymal cells, the sclerotic solid central cylinder. The studied species are characterized with land micro-morphology (tissue sclerotization, suberization and cutinization), but not hydrophytes. It is assumed that the specific bank complex formed mainly of the land species.

Keywords: *Gratiola japonica*, *Limosella aquatica*, *Lindernia procumbens*, micromorfology, sandy-muddy bank habitats, Central Amur Lowland.

© Д. Ю. Цыренова, А. П. Касаткина, 2015

В настоящем сообщении продолжено обсуждение результатов исследований структурных адаптаций отмельных растений бассейна реки Амур к условиям существования на микроморфологическом уровне. Ранее нами были представлены результаты исследования трёх стенотопных видов: *Centipeda minima* (L.) A. Br. et Aschers. (Сентипеда малая) и *Symphyllocarpus exilis* Maxim. (Симфилокарпус тощий) из сем. Астровые, *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidel. (Влагалищецветник тощий) из сем. Мятликовые [4; 5]. У видов выявлено сочетание типичных гидроморфных и специфических микропризнаков, имеющих адаптивный характер.

Объекты дальнейших наших исследований – восточноазиатский вид *Gratiola japonica* Miq. (Авран японский), евроазиатский вид *Limosella aquatica* L. (Лужница водяная) и плюрирегиональный вид *Lindernia procumbens* (Krock.) Borb. (Линдерния лежачая) из сем. Норичниковые. Перечисленные виды на всём протяжении ареала характеризуются преимущественно отмельной экологией [2]. На российском Дальнем Востоке *Gratiola japonica* и *Lindernia procumbens* встречаются только на песчано-илистом аллювии вдоль меженных берегов пресноводных водоёмов и водотоков, а *Limosella aquatica,* кроме берегов, развивается в локальных периодически затапливаемых понижениях поймы.

Задачами исследования остались: 1 – анализ микроструктуры корня, стебля и листа; 2 – оценка конституционных признаков типового строения органов; 3 – выявление адаптационных признаков, их количественная и качественная характеристика; 4 – выявление некоторых закономерностей приспособления отмельных растений к условиям существования на микроморфологическом уровне.

Материалы и методы исследования. Материал собран в начале июля 2014 года в пределах Среднеамурской низменности на отмелях пойменных озёр Синдинское, Петропавловское и Большое в меженных сообществах в зрелом состоянии (цв.-пл.). Растения фиксировались в 70 % спирте. Анатомические исследования проведены по общепринятой методике [3]. Подсчёт устьиц сначала проводили в поле зрения микроскопа, а затем пересчитывали на 1 мм^2 листовой поверхности. Коэффициент палисадности определяли как соотношение толщины палисадной ткани к толщине всего мезофилла в процентах. Просмотр и фотографирование препаратов осуществлены с помощью цифрового микроскопа Микромед-2 и цифровой фотокамеры CanonEOS1000D.

При анализе микроморфологических адаптаций отмельных растений основывались на общих подходах экологической анатомии [1]. В первую очередь, учитывали типичное строение органов, различия между надземными и подземными органами, а затем уже адаптивные особенности в строении поверхностных и кортикальных тканей, обилие межклетников и воздухоносных полостей, степень развития проводящих и механических тканей, характер видоизменений клеточных стенок и др.

Результаты и их обсуждение. *Строение корня (рис., фото 1).* У изученных видов в коровой части развита вторичная аэренхима с крупными схизогенными воздушными полостями. Наружные тангенциальные клетки аэренхимы (1–2 слоя) слабо опробковевают. Аэренхима занимает большую площадь, чем центральный цилиндр корня. Центральный цилиндр сплошной и выполнен развитой вторичной ксилемой. Паренхимные лучи склерифицированы и почти неразличимы от сосудов ксилемы.

Строение стебля (рис., фото 2). У изученных видов стебли покрыты однослойной эпидермой. Устьица поверхностные, замыкающие клетки их располагаются вровень с эпидермальными клетками, подустьичные полости крупные. Кутикула очень толстая и гофрированная с зубчиками. Трихомы не выражены. Первичная кора стебля занята схизогенными воздушными полостями, которые перемежаются клетками ассимиляционной паренхимы. Стенки клеток слабо утолщены. У линдернии лежачей в ребрах стебля находятся тяжи склереид. Эндодерма в виде крахмалоносного влагалища наблюдается только у лужницы водяной, у других видов её вовсе нет. Перицикл не развит, только в стебле линдернии лежачей имеются отдельные тяжи перициклических волокон. Центральный цилиндр в стеблях у трёх изученных видов норичниковых непучковый. В непучковом цилиндре у исследованных видов по объёму преобладает вторичная ксилема. Радиальные ряды сосудов перемежаются хорошо выраженными однорядными паренхимными лучами. Сердцевина стебля у аврана японского выполнена основной паренхимой, у двух видов – лужницы водяной и линдернии лежачей– здесь наблюдается образование рексигенной воздушной полости.

Строение листа (рис., фото 3–6). У изученных видов на поперечном срезе листа хорошо виден однослойный столбчатый мезофилл. Коэффициент палисадности достаточно низкий: у лужницы водяной – 35,7 %, линдернии лежачей – 31,2 %, у аврана японского – 30,0 %. Клетки мезофилла содержат большое количество хлоропластов. Наблюдается равнозначность верхней и нижней стороны листовой пластинки. Лист амфистоматный с устьицами на верхней и нижней стороне листа. Тип устьичного аппарата – аномоцитный. Количество устьиц на 1 мм^2 верхней эпидермы листа у видов колеблется: у аврана японского – 31, у линдернии лежачей – 34, у лужницы водяной – 58; а на нижней эпидерме: у аврана японского – 31, у линдернии лежачей – 44, у лужницы водяной – 68. На обеих сторонах листовой пластинки имеются эфиро-масличные железки с четырёх-, восьми- и десятиклеточными головками.

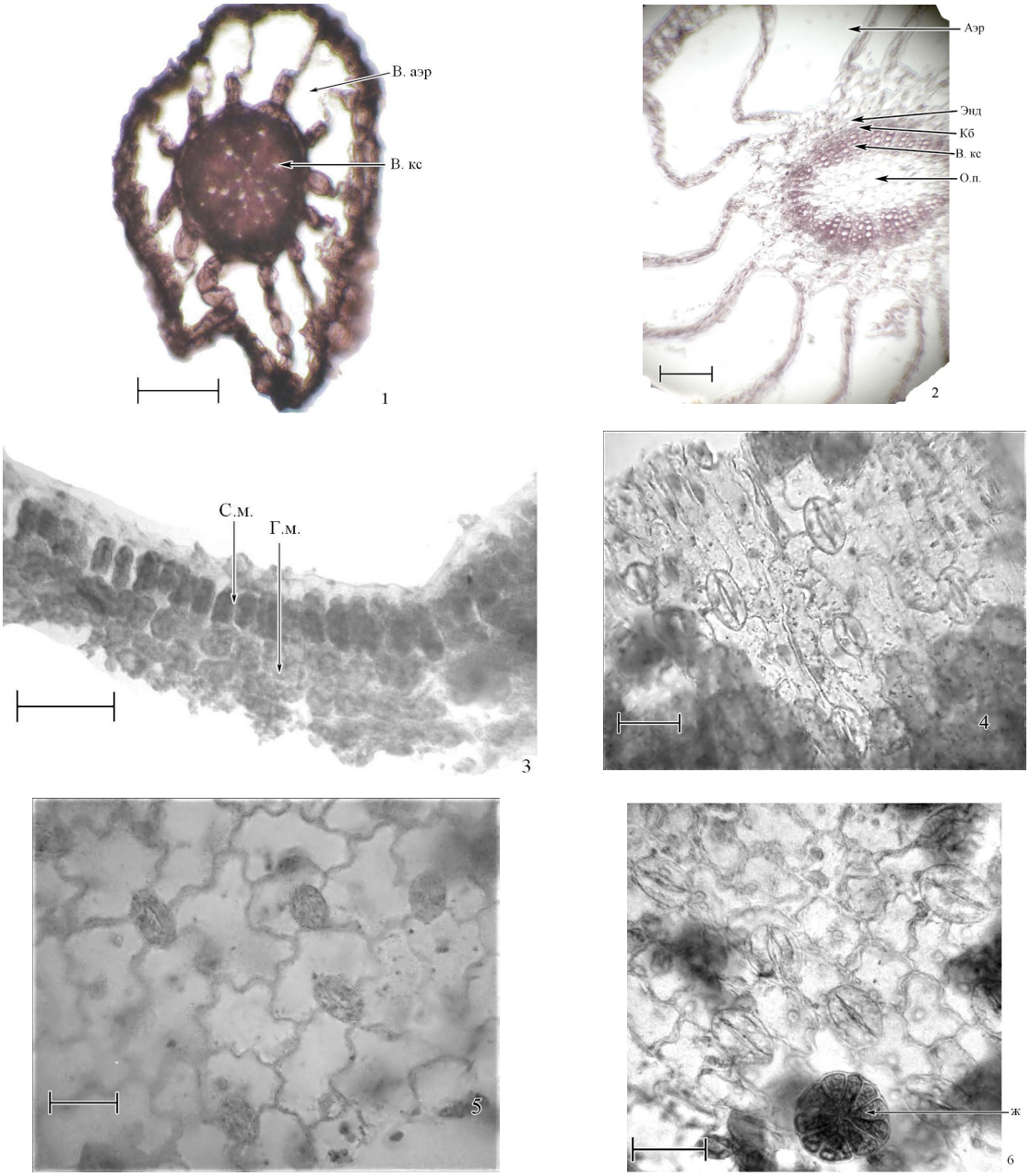

Рис. Строение вегетативных органов:
1 – поперечный срез корня *Lindernia procumbens*: в.аэр. – вторичная аэренхима, в.кс. – вторичная ксилема; 2 – поперечный срез стебля *Gratiola japonica*: аэр. – аэренхима, энд. – эндодерма, кб. – камбий, в.кс. – вторичная ксилема, о.п. – основная паренхима; 3 – поперечный срез листа *Lindernia procumbens*: с.м. – столбчатый мезофилл, г.м. – губчатый мезофилл; 4 – верхняя эпидерма *Limosella aquatica*; 5 – верхняя эпидерма *Lindernia procumbens*; 6 – нижняя эпидерма *Gratiola japonica*: ж – эфиро-масличная железка. Масштабные линейки, мкм: 1–4 – 4,7; 5–6 – 12

Прежде всего, отметим, что у изученных видов в осевых органах обнаружено типичное вторичное строение для травянистых двудольных растений. Отклонений в общем плане строения органов, обусловленных эфемерным и терофитным обликом растений, не обнаружено. Также не обнаружены признаки микроструктурного упрощения, связанные со специфическими условиями существования. Однако гистологические особенности органов подвержены, как мы считаем, адаптивным преобразованиям. Так, адаптивное значение имеют, прежде всего, развитие аэренхимы в первичной коре и сердцевине осевых органов растения. Эта ткань помогает растениям успешно преодолевать ограничения в газообмене и транспирации в полуводных условиях существования отмельных растений, а также создаёт дополнительный опорный каркас растениям. Схизогенные воздушные полости, которые отгорожены друг от друга живыми ненарушенными паренхимными клетками, предохраняют органы растения от проникновения воды внутрь. Суберинизация кортикальных тканей и кутинизация поверхностных тканей обеспечивает защиту растений от выщелачивающего воздействия воды при воздействии волн и течений речного потока. В условиях подвижного аллювиального субстрата растениям важно надёжное заякоривание и противодействие водным потокам. Этим потребностям растений способствует склерифицированный сплошной центральный цилиндр корня. Эфиро-масличные железки создают несмачиваемую поверхность листьев. По присутствию столбчатого мезофилла в листьях изученные виды принадлежат к экологической группе растений открытых освещённых местообитаний. А расположение устьиц на обеих сторонах листа свидетельствует об интенсивном водообмене.

Таким образом, к числу адаптивных микропризнаков у изученных трёх видов норичниковых относятся следующие: развитие аэренхимы; кутинизация покровных тканей; суберинизация кортикальных тканей и эндодермы; склерификация центрального цилиндра; секретирующая и амфистоматная эпидерма листа. Несомненно, перечисленные признаки обеспечивают сохранение целостности внутренней структуры растений, в конечном счёте, способствуют выживанию растений в особых условиях существования.

Заключение. Анализируя результаты проведённых микроморфологических исследований, мы предполагаем, что стенотопные отмельные виды по стратегии выживания являются патиентами. Им свойственна совокупность как типичных гидроморфных признаков, так и специфических, обеспечивающих им узкую специализацию к существованию на песчаных отмелях у уреза воды. Специфические признаки по своей сути являются защитными, и складывались они в процессе длительной эволюции изученных видов на речных отмелях. Видимо, патиентная стратегия изученных видов, т. е. выживание с помощью специальных адаптаций, по происхождению первична, поскольку она поддерживается, как мы выявили, консервативными и эволюционно устойчивыми микроморфологическими структурами. Приобретение же эксплерентности, т. е. адаптаций к сильным нарушениям, скорее всего, явление более позднее, и поддерживается оно макроморфологическими преобразованиями жизненной формы. При этом вторичная стратегия не вызывает перестроек во внутреннем строении растений. У изученных видов обнаружено больше признаков сухопутной микроморфологии, нежели гидрофитной. Склерификация, суберинизация и кутинизация тканей, секретирующие структуры листа, и большая извилистость эпидермальных клеток – признаки сухопутности. На этом основании предполагаем, что специфический отмельный комплекс сложился преимущественно из сухопутных видов.

Список литературы

1. Барыкина Р. П., Чубатова Н. В. Большой практикум по ботанике. Экологическая анатомия цветковых растений: учеб.-метод. пособие. М.: Т-во науч. изд. КМК. 2005. 77 с.

2. Иванина Л. И. Норичниковые – *Scrophulariaceae*// Сосудистые растения советского Дальнего Востока / отв. ред. С. С. Харкевич. СПб.: Наука, 1991. Т. 5. С. 287–372.

3. Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М.: Высшая школа, 1960. 206 с.

4. Цыренова Д. Ю., Касаткина А. П. Анатомическая структура *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidel в связи с экологией вида // Modernphytomorphology. Львов, 2014. № 6. С. 201–203.

5. Цыренова Д. Ю., Касаткина А. П.. Структурные адаптации отмельных растений Амура к условиям существования // Учёные записки Забайкал. ун-та. Сер. Естественные науки. 2014. № 1. С. 29–33.

References

1. Barykina R. P., Chubatova N. V. Bol'shoi praktikum po botanike. Ekologicheskaya anatomiya tsvetkovykh rastenii: ucheb.-metod. posobie. M.: T-vo nauch. izd. KMK. 2005. 77 s.

2. Ivanina L. I. Norichnikovye – Scrophulariaceae// Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka / otv. red. S. S. Kharkevich. SPb.: Nauka, 1991. T. 5. S. 287–372.

3. Prozina M. N. Botanicheskaya mikrotekhnika. M.: Vysshaya shkola, 1960. 206 s.

4. Tsyrenova D. Yu., Kasatkina A. P. Anatomicheskaya struktura *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidel v svyazi s ekologiei vida // Modernphytomorphology. L'vov, 2014. № 6. S. 201–203.

5. Tsyrenova D. Yu., Kasatkina A. P. Strukturnye adaptatsii otmel'nykh rastenii Amura k usloviyam sushchestvovaniya // Uchenye zapiski Zabaikal. un-ta. Ser. Estestvennye nauki. 2014. № 1. S. 29–33.

Статья поступила в редакцию 17.10.2014