

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ЭПИДЕРМЫ ЛИСТА У РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА HYANCINTHACEAE И LILIACEAE

Проанализированы особенности анатомического строения эпидермы листа у видов: *Fritillaria meleagris f.alba*, *Puschkinia hyacinthoides*, *Muscari botryoides*, *Ornithogalum ponticum*, *Camassia quamash*, *Brimeura amethystiana*, интродуцированных в лесостепной зоне Западной Сибири. Представлено морфологическое описание абаксиальной и адаксиальной сторон эпидермы листа. Установлено, что для этих видов характерны мезофитные признаки строения листовой пластинки.

Ключевые слова: эфемероид, гемизэфемероид, лист, эпидермис, *Fritillaria meleagris f.alba*, *Puschkinia hyacinthoides*, *Muscari botryoides*, *Ornithogalum ponticum*, *Camassia quamash*, *Brimeura amethystiana*, Западная Сибирь.

L.L. Sedelnikova

THE LEAF EPIDERMIS ANATOMICAL STRUCTURE OF THE HYANCINTHACEAE AND LILIACEAE FAMILY PLANTS

The peculiarities of the leaf epidermis anatomical structure in species: *Fritillaria meleagris f.alba*, *Puschkinia hyacinthoides*, *Muscari botryoides*, *Ornithogalum ponticum*, *Camassia quamash*, *Brimeura amethystiana*, introduced in the forest-steppe zone of Western Siberia are analyzed. Morphological description of the abaxial and adaxial sides of leaf epidermis is presented. It is established that for these types the mesophytic features of the leaf plate structure are characteristic.

Key words: ephemeroide, gemiefemeroide, leaf, epidermis, *Fritillaria meleagris f.alba*, *Puschkinia hyacinthoides*, *Muscari botryoides*, *Ornithogalum ponticum*, *Camassia quamash*, *Brimeura amethystiana*, Western Siberia.

Введение. Возделывание дикорастущих видов в условиях, отличающихся от естественного их местообитания в природе, оказывает воздействие на ритмологические, анатомические и биоморфологические процессы, свойственные адаптации растений в новой среде обитания. Эпидерма, выполняющая основную регуляторную функцию газообмена и транспирации листа, влияет на морфологическое развитие клеток. Экологическая пластичность и многофункциональность эпидермы как защитной, всасывающей и выделительной ткани формировалась в процессе эволюции и служит одним из диагностических признаков адаптации многих видов, в том числе и ранневесенних луковичных, в условиях интродукционного эксперимента. Сведения об сравнительно-анатомическом строении эпидермы листа у малораспространенных луковичных эфемероидов и гемизэфемероидов в условиях интродукции отсутствуют, это послужило основанием для выполнения данного исследования.

Цель работы. Изучение анатомического строения верхней и нижней эпидермы листа у луковичных растений в условиях лесостепной зоны Западной Сибири для выявления возможностей их адаптации при интродукции.

Объекты и методы исследований. Работа выполнена в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН (г.Новосибирск). Опытные растения выращивали на интродукционном участке лаборатории декоративных растений (1986–2013 гг.), расположенном в юго-восточном районе, лесостепной Приобской агроклиматической провинции. В работе рассмотрено три вида эфемероидов: *Muscari botryoides* (L.) Mill. – мускари гроздевидный, *Puschkinia hyacinthoides* Baker – пушкиния гиацинтовая – сем. *Hyacinthaceae* (Гиацинтовых), *Fritillaria meleagris* L. *f.alba* – рябчик шахматный, форма белая – сем. *Liliaceae* (Лилейных); и три вида гемизэфемероидов: *Ornithogalum ponticum* Zahar. – птицемлечник понтийский, *Camassia quamash* (Pursh) Greene – камассия квамаш, *Brimeura amethystiana* (L.)Salisb. – бримёра аметистовая – сем. *Hyacinthaceae* [Декоративные травянистые ..., 1977]. Анатомическое строение листа изучали в течение 2008–2010 гг. на полупостоянных препаратах по общепринятой методике [Наумов, Козлов, 1954; Эзау, 1980]. Препараты просматривали на микроскопе марки ZEISS при увеличении 8х20, с компьютерной микрофотосъемкой. Описание эпидермы листа проведено по методикам [Захаревич, 1954; Мирославов, 1974]. Для достоверного числа устьиц, приближающегося к средним значениям, брали участок в средней трети части листа между краем и центральной жилкой [Баранов, 1924]. Статистическая обработка сделана с помощью компьютерной программы Excel.

Результаты исследований и их обсуждение. В лесостепной зоне Западной Сибири ранневесенние луковичные растения культивировались в хорошо освещенных и полутенистых условиях. Развитие листовой пластинки у эфемероидов в Сибири происходит в течение весеннего периода 20.04–10.06 (1–1,5 мес.), у геоэфемероидов – 25.04–10.07 (2–2,5 мес.). Остановимся на особенностях строения эпидермы листа у луковичных данных феноритмотипов развития.

Среди эфемероидов пушкиния гиацинтовая (*P. hyacinthoides*) отрастает и цветет в Сибири на 15–20 дней раньше, чем *F. meleagris f. alba* и *M. botryoides*. Установлено, что у этого вида клетки эпидермы адаксиальной и абаксиальной сторон листа удлинненно прямолинейные, с прямоугольной проекцией площади, длинные (рис.1). Углы смежных границ клеток эпидермы прямоугольные с обеих сторон листа. Устьица округлой формы и их размер в два раза меньше, чем у *F. meleagris f. alba*. Их число одинаково с обеих сторон листа. Однако на нижней стороне их в два-три раза больше, чем у *F. meleagris f. alba*. Максимальная длина листа во время вегетации 4–7 см.

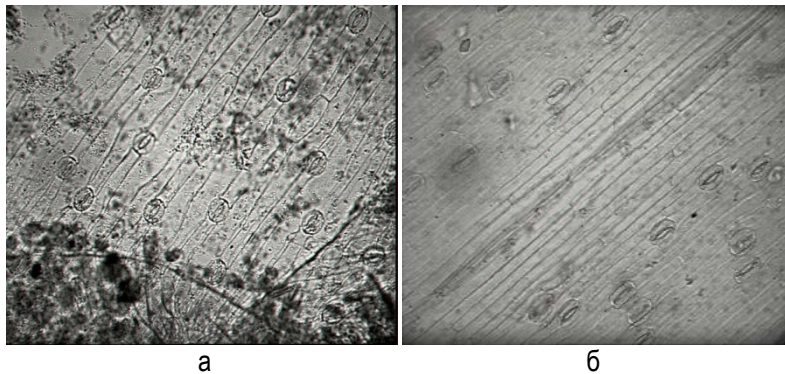


Рис. 1. Верхний (а) и нижний (б) эпидермис листа *Puschkinia hyacinthoides*

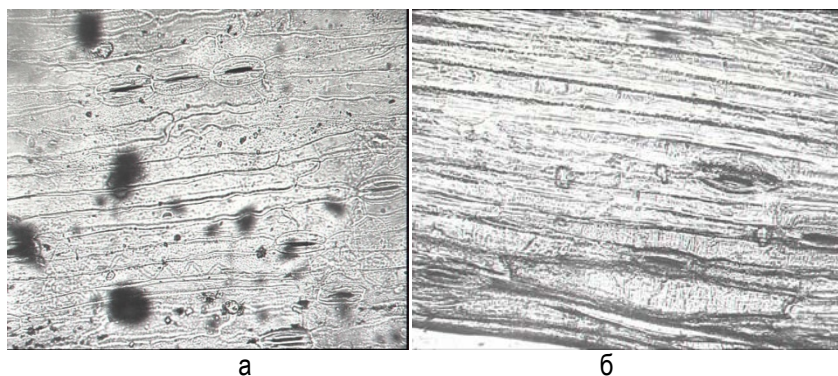


Рис. 2. Верхний (а) и нижний (б) эпидермис листа *Fritillaria meleagris f. alba*

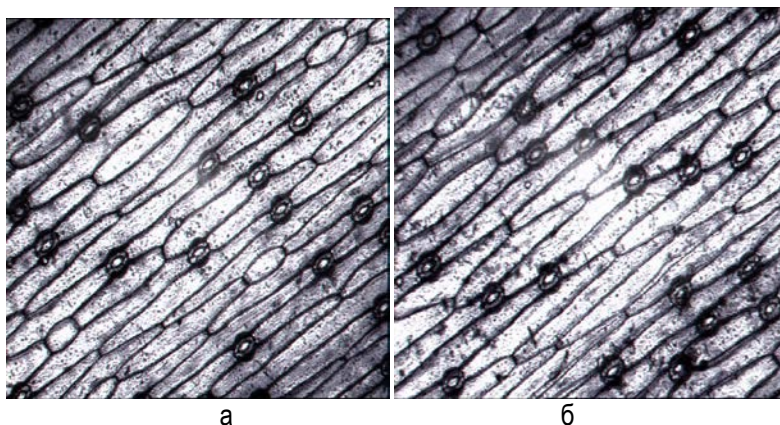


Рис.3. Верхний (а) и нижний (б) эпидермис листа *Muscari botryoides*



Масштабная линейка (мм). Ширина 0,3–0,4 см

Максимальная длина листа во время вегетации 4–7 см, ширина 0,3–0,4 см.

Изучение эпидермы листа у рябчика шахматного (*F. meleagris f. alba*) показало, что основные клетки верхней эпидермы крупные, прямолинейные, сильно вытянутые, с толстой кутикулой. Углы в смежных границах клеток закругленные или заостренные. Побочные клетки устьиц обычно продолговатые. Замыкающие клетки устьиц тоже продолговатые и вместе с побочными образуют устьичный аппарат. Антиклинальные стенки клеток верхнего эпидермиса слегка волнистые, что придает листу незначительную прочность. Устьиц на 1мм² адаксиальной поверхности листа в среднем в 2 раза больше, чем на абаксиальной (табл.). Они крупные, с хорошо открытой устьичной щелью. Отмечено, что устьица на верхней и нижней эпидерме расположены рядами, параллельными продольной оси листа, в основном они одиночные. Однако отмечено, что на верхней эпидерме они иногда встречаются по три вместе (рис. 2). Проекция площади клеток эпидермы по шкале [Захаревич, 1954] с абаксиальной стороны прямоугольная, с адаксиальной – смежная: прямоугольная чередуется с ромбической. Лист у этого вида зеленый, узколинейной формы с размерами: длина – 10–15, ширина – 0,4–0,5 см.

Среднее значение числа устьиц (на мм²) на верхней и нижней эпидерме листа у луковичных растений

Вид	Верхняя	Нижняя
<i>Brimeura amethystiana</i>	3,0 ± 0,1	3,5 ± 0,2
<i>Camassia quamash</i>	3,3 ± 0,2	4,5 ± 0,2
<i>Muscari botryoides</i>	13,5 ± 0,5	6,0 ± 0,3
<i>Ornithogalum ponticum</i>	1,3 ± 0,1	2,5 ± 0,1
<i>Puschkinia hyacinthoides</i>	6,0 ± 0,3	7,0 ± 0,5
<i>Fritillaria meleagris f. alba</i>	5,3 ± 0,2	2,0 ± 0,1

Для мускари гроздевидного (*M. botryoides*) характерно наличие большого числа устьиц с обеих сторон листа, но они мелкие. Однако их в 2 раза больше с верхней стороны, чем с нижней (см. табл.). Антиклинальные стенки клеток адаксиальной и абаксиальной сторон эпидермиса прямолинейные, реже встречаются эллиптические и ромбические клетки согласно классификации [Захаревич, 1954]. Проекция их площади – четырех-шестиугольная (рис.3). Лист линейный, темно-зеленый, длина 15–20 см, ширина 0,3–0,4 см.

Гемиэфемероиды в лесостепной зоне Западной Сибири цветут в первой – второй декадах июня, т.е. на месяц позднее эфемероидов. Установлено, что клетки адаксиальной и абаксиальной сторон эпидермы листа бримёры аметистовой (*B. amethystiana*) имеют толстую оболочку, они комбинированной формы, в основном прямолинейные, с небольшой встречаемостью округлых (рис. 4). С верхней стороны большинство из них прямолинейные, с вытянуто-ромбической проекцией клеток. Тогда как клетки эпидермы абаксиальной стороны более переходной формы: округлые, прямолинейные и реже волнистые, но проекция площади ближе к округлой. Число устьиц в пределах ошибки одинаково с обеих сторон листа. Лист продолговато-ланцетовидной формы, темно-зеленый, длина 15–20 см, ширина 0,4–0,7 см.

У камассии съедобной (*C. quamash*) клетки с адаксиальной стороны верхней эпидермы менее вытянутые, прямолинейного очертания, без утолщенных стенок. Их проекция прямоугольная. С абаксиальной стороны листа клетки округлые либо продолговато-округлые с эллиптической проекцией площади. Имеют сильно выраженную оболочку и трихомы (рис. 5). На нижней стороне устьиц в 0,5 раза больше, чем на верхней стороне листа. Лист удлинено-ланцетный, светло-зеленый с сизым налетом, длина 15–25 см, ширина 1,5–3,0 см.

Для птицемлечника понтийского (*O. ponticum*) в строении клеток верхней и нижней эпидермы листа характерно наличие толстой кутикулы и удлинено-округлое очертание клеток. Устьица маленькие, с хорошо открытой устьичной щелью (рис.6). Их на 1мм² в 2 раза больше с абаксиальной стороны листа.

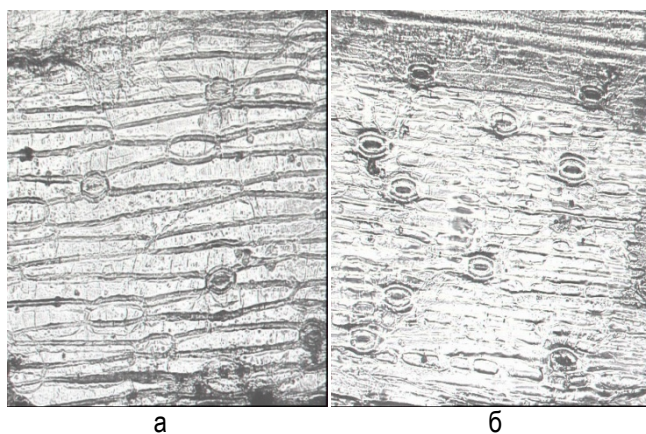


Рис. 4. Верхний (а) и нижний (б) эпидермис листа *Brimeura amethystiana*

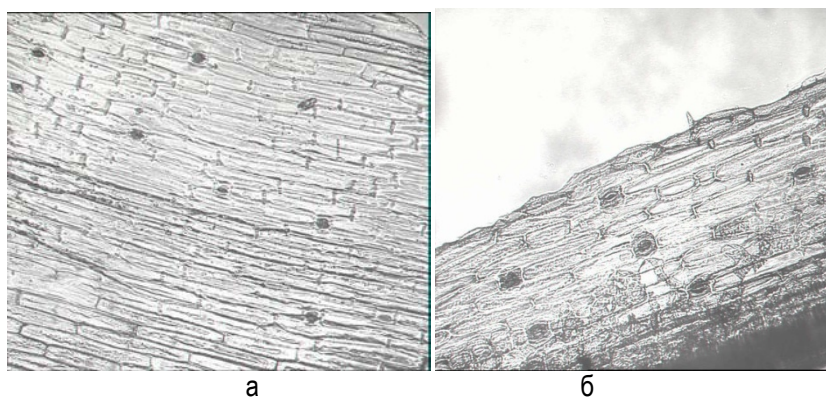


Рис. 5. Верхний (а) и нижний (б) эпидермис листа *Camassia quamash*

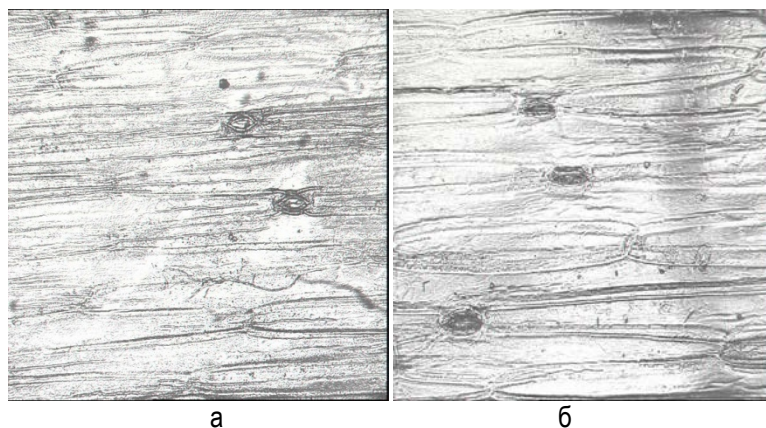


Рис.6. Верхний (а) и нижний (б) эпидермис листа *Ornithogalum ponticum*

Анализ показал, что морфологическое разнообразие строения клеток эпидермы листа у луковичных эфемероидов и гемизфемероидов имеет видовое отличие и общие родовые связи. Лист у всех исследованных нами видов амфистомический, так как устьица встречаются с обеих сторон, что характерно для однодольных растений. У всех изученных видов замыкающие клетки устьиц небольших размеров, с хорошо выраженной устьичной щелью. Устьица у всех видов аперигенного типа, так как у них отсутствуют околоустьичные клетки. За исключением бримеры аметистовой, у которой выражен биперигенный тип, где устьица имеют две околоустьичные клетки, расположенные латерально по отношению к замыкающим. Число устьиц в два раза больше на адаксиальной стороне листа у эфемероидов (*M. botryoides*, *P. hyacinthoides*, *F. meleagris f. alba*). У гемизфемероидов (*O. ponticum*, *C. quamash*, *B. amethystiana*) их в 0,5–5,0 раза больше на абаксиальной стороне. Показано, что антиклинальные (боковые) стенки верхней и нижней эпидермы у всех гемизфемероидов и эфемероидов имеют различную морфологию.

эфемероидов утолщенные, тогда как у эфемероидов они тонкие. Это свидетельствует о достаточно высокой степени прочности эпидермы листа у *O. ponticum*, *C. quamash*, *B. amethystiana*, у которых развитие листовой пластинки проходит более продолжительный период по сравнению с *M. botryoides*, *P. hyacinthoides*, *F. meleagris* f. *alba*. При интенсивном освещении в ранневесенний период волнистые антиклинальные стенки наблюдали редко, только с адаксиальной стороны эпидермиса у *F. meleagris*; это указывает, что данные виды генотипически более адаптированы к светлым местообитаниям. В целом эпидермальные клетки крупные, что характерно для мезофитных растений, к которым относятся данные виды. Известно, что конфигурация эпидермальных клеток закладывается в начале онтогенеза листа в период появления антиклинальных делений внешнего слоя первичной меристемы [Захаревич, 1954]. По мнению В.Г. Александрова (1937), конфигурация эпидермальных клеток находится в зависимости от скорости роста листа, обуславливающего развертывание его поверхности. Поскольку процесс роста листа у эфемероидов происходит на месяц раньше, нами отмечено, что клетки эпидермиса у эфемероидов – прямолинейные, реже извилистые. Тогда как у гемизэфемероидных видов они смежного типа – округлые, удлинено-округлые. Основные особенности эпидермы связаны с компактным расположением клеток, безмежклетных пространств, наличием оболочек и устьиц. У устьиц относительно поверхности листа четко прослеживается признак, характерный для многих представителей класса однодольных, они расположены рядами, параллельными продольной оси листа. Что касается наличия пор на наружных стенках эпидермальных клеток, то они выражены слабо. У более мезофитных эфемероидов, где оболочки эпидермальных клеток утолщены относительно слабо, отмечено мало пор (см. рис. 1). У гемизэфемероидов наблюдали наличие кутикулы с адаксиальной и абаксиальной сторон листа, где более развита пористость у толстостенной эпидермы (см. рис.б), что имеет более ксерофитный признак в строении. Очевидно, с развитием эпидермальные клетки гемизэфемероидов реагируют на внешнюю среду, особенно относительно роста положительных температур, который приходится на первую-вторую декады июня в Западной Сибири. В связи с чем осуществляется определенная связь внутренних тканей растений с внешней средой, что влияет на адаптацию и морфологическую конфигурацию их строения. Таким образом, исследование анатомического строения листа у видов позволило установить отличительные признаки, связанные со специфичностью и экологической приуроченностью их происхождения.

Выводы

1. У *Muscari botryoides*, *Puschkinia hyacinthoides*, *Fritillaria meleagris* f. *alba*, *Ornithogalum ponticum*, *Camassia quamash*, *Brimeura amethystiana* лист амфистомического типа, что подтверждает родовую связь этих видов.

2. Число устьиц у эфемероидов (*M. botryoides*, *P. hyacinthoides*, *F. meleagris* f. *alba*) в два раза больше на адаксиальной стороне листа. У гемизэфемероидов (*O. ponticum*, *C. quamash*, *B. amethystiana*) их в 0,5–5,0 раза больше на абаксиальной стороне листа, что свидетельствует об адаптации листовой пластинки в связи с феноритмотипами развития видов в условиях Западной Сибири. Мезофитные признаки в строении эпидермы ярче выражены у эфемероидных видов.

3. Устьица у всех видов аперигенного типа, за исключением *Brimeura amethystiana*, у которой выражен биперигенный тип. Устьичные щели с обеих сторон листа крупные, что повышает транспирационную способность листа в различных условиях выращивания.

Литература

1. Александров В.Г. Анатомия растений. – М.: Сельхоз, 1966. – 215 с.
2. Баранов П.А. К методике количественно-анатомического изучения растения. Распределение устьиц // Бюл. Среднеаз. гос. ун-та. – 1924. – № 7. – С. 1–6.
3. Декоративные травянистые растения. – Л.: Наука, 1977. – Т. 2. – 458 с.
4. Захаревич С.В. К методике описания эпидермиса листа // Вестник Ленинград. ун-та. – 1954. – Т. 4. – С. 65–75.
5. Мирославов Е.А. Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. – Л.: Наука, 1974. – 120 с.
6. Наумов Н.А., Козлов В.И. Основы ботанической микротехники. – М.: Сов. наука, 1954. – 312 с.
7. Эзау К. Анатомия семенных растений. – М.: Мир, 1980. – Т. 2. – С. 105–110.

