

УДК 581.522+574.24:582.542.11(517.3)

**Сравнительный анализ структуры листьев у двух таксонов
рода *Phragmites* Adans. в связи с регуляцией газообмена
в типичных условиях произрастания**

**Comparative analysis of the leaf structure in two taxa of the genus
Phragmites Adans. linking to gas exchange in typical environment**

Ронжина Д. А., Иванова Л. А., Иванов Л. А.

Ronzhina D. A., Ivanova L. A., Ivanov L. A.

Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук, ул. 8 Марта, 202а, Екатеринбург, 620144, Россия
E-mail: Dina.Ronzhina@botgard.uran.ru

Institute Botanic Garden, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, 8 Marta str., 202a, Ekaterinburg, 620144, Russia

Реферат. Изучена структура листа и количественные показатели устьичного аппарата у *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (берег р. Ерро, 49°53'14,15" с. ш. 106°16'20,22" в. д.) и *P. australis* var. *humilis* (солончак, 45°56'05,12" с. ш. 108°59'11,17" в. д.) на территории Монголии. Показано, что листья *P. australis* var. *humilis* были в 3,8 раза меньше, но на 21 % толще и характеризовались большей (также на 21 %) удельной поверхностной плотностью, чем у *P. australis*. Содержание сухого вещества в листе (400 мг/г сыр. веса), а также доля эпидермальных и механических тканей (31,5 и 6,3 % соответственно) были одинаковы у обоих таксонов. Листья *P. australis* var. *humilis* имели в 1,6 раза меньше проводящих тканей, но на 15 % больше мезофилла, чем у *P. australis*. Уменьшение размеров устьиц в среднем на 16 % у *P. australis* var. *humilis* компенсировалось увеличением их числа в единице площади листа в 1,5 раза, что привело к возрастанию максимальной проводимости устьиц на 32 %.

Summary. Leaf structure and quantitative parameters of stomatal apparatus in *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (bank of the Erro River, N49.8872°, E106.2728°) and *P. australis* var. *humilis* (solonchak, N45.9366°, E108.9864°) were studied on the territory of Mongolia. It is shown that the leaves of *P. australis* var. *humilis* were in 3.8 times smaller, but by 21 % thicker and had a higher (also by 21 %) leaf mass per area than those in *P. australis*. The leaf dry matter content (400 mg/g of fresh weight), as well as the proportions of epidermal and mechanical tissues (31.5 and 6.3 %, respectively) were the same in both taxa. Leaves of *P. australis* var. *humilis* had in 1.6 times less conductive tissues, but by 15 % more mesophyll than in *P. australis* leaves. Decrease in stomata size by 16 % in *P. australis* var. *humilis* was compensated by an increase in their number per unit leaf area in 1.5 times, which led to a raise in the maximum stomata conductivity by 32 %.

Существует представление о том, что *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. является одним из наиболее широко распространенных видов на Земле (Soetaert et al., 2004). Отчасти такая точка зрения обусловлена недостаточной изученностью систематики рода *Phragmites* Adans. вследствие относительно редких гербарных сборов представителей этого рода (Цвелёв, 2011). В то же время у тростника наблюдается значительное разнообразие морфологических признаков, имеющих систематическое значение. Так, произрастающий на солончаках, засоленных песках и берегах солоноватых водоемах галофильный экотип *P. australis*, имеет стелющиеся побеги с узкими (3–7 мм), сизоватыми, очень жесткими, на верхушке колючими листьями и низкие репродуктивные побеги с небольшими метелками (Цвелёв, 2011). Благодаря этим особенностям многие авторы считают возможным выделить его в самостоятельный подвид *P. australis* var. *humilis* (De Not.) Tzvelev (Цвелев, 1976; Галанин, 2009; Чепинога, 2015). *P. australis* var. *humilis* распространен на юге Европейской России, в Предкавказье, на Алтае, в Восточной Сибири, а также в Монголии (Грубов, 1982; Галанин, 2009; Цвелёв, 2011; Чепинога, 2015).

Род *Phragmites* Adans. относится к подсемейству *Arundinoideae* Tateока. Для арундиноидного типа листовой анатомии характерно наличие крупноклеточной паренхимной обкладки пучков без хло-

ропластов (Зверева, 2011). Показано, что листья *P. australis* имеют многочисленные устьица, мощно развитую проводящую систему (Нагалеvский, Николаевский, 1981). Мезофилл листа у *P. australis* состоит из ячеистых и лопастных клеток. Ячеистые клетки расположены в 1–2 ряда у эпидермы, а лопастные занимают внутреннее пространство между проводящими пучками и примыкают к моторным клеткам (Зверева, 2011). По количественным параметрам мезофилла (объем и число клеток мезофилла и хлоропластов, число хлоропластов в клетке, индекс мембран клеток и хлоропластов) *P. australis*, имеющий арундиноидный тип листовой анатомии, сходен с видами гелофитов с дорзовентральным типом строения мезофилла (Ронжина, Пьянков, 2001а, б; Некрасова и др., 2003). Влияние засоления на мезоструктуру фотосинтетического аппарата *P. australis* изучено в условиях аридного климата Средней Азии (Пьянков, 1991). Исследования структуры листа *P. australis* var. *humilis* отсутствуют. Задачей нашей работы было изучить и провести сравнительный анализ листовых параметров у *P. australis* и *P. australis* var. *humilis* в связи с регуляцией газообмена в типичных условиях произрастания.

Для изучения структуры листа *P. australis* был собран на берегу р. Ерро (Монголия, 49°53'14,15" с. ш. 106°16'20,22" в. д.), а *P. australis* var. *humilis* на солончаке (Монголия, с. Даланжаргалан, 45°56'05,12" с. ш. 108°59'11,17" в. д.). Определены площадь, толщина и удельная поверхностная плотность листа (УППЛ) (микрометр Mitutoyo, Япония; система цифрового анализа изображений Simagis Mesoplant, Россия). Доли тканей листа измеряли на поперечных срезах (микроскоп Zeiss AxioStar, Германия). Число и размеры устьиц определяли на верхней и нижней поверхностях листа после обесцвечивания тканей в 5%-м растворе NaOCl. Максимальную проводимость устьиц рассчитывали по формуле, предложенной Taylor et al. (2012). Соотношение клеток мезофилла разной формы определяли после мацерации листовых высечек в 50%-м растворе КОН.

Результаты исследования показали, что листья *P. australis* var. *humilis* были в 3,8 раза меньше, но на 21 % толще и характеризовались большей (также на 21 %) удельной поверхностной плотностью, чем у *P. australis* (рис.). Сходная тенденция изменения листовых показателей была обнаружена ранее у

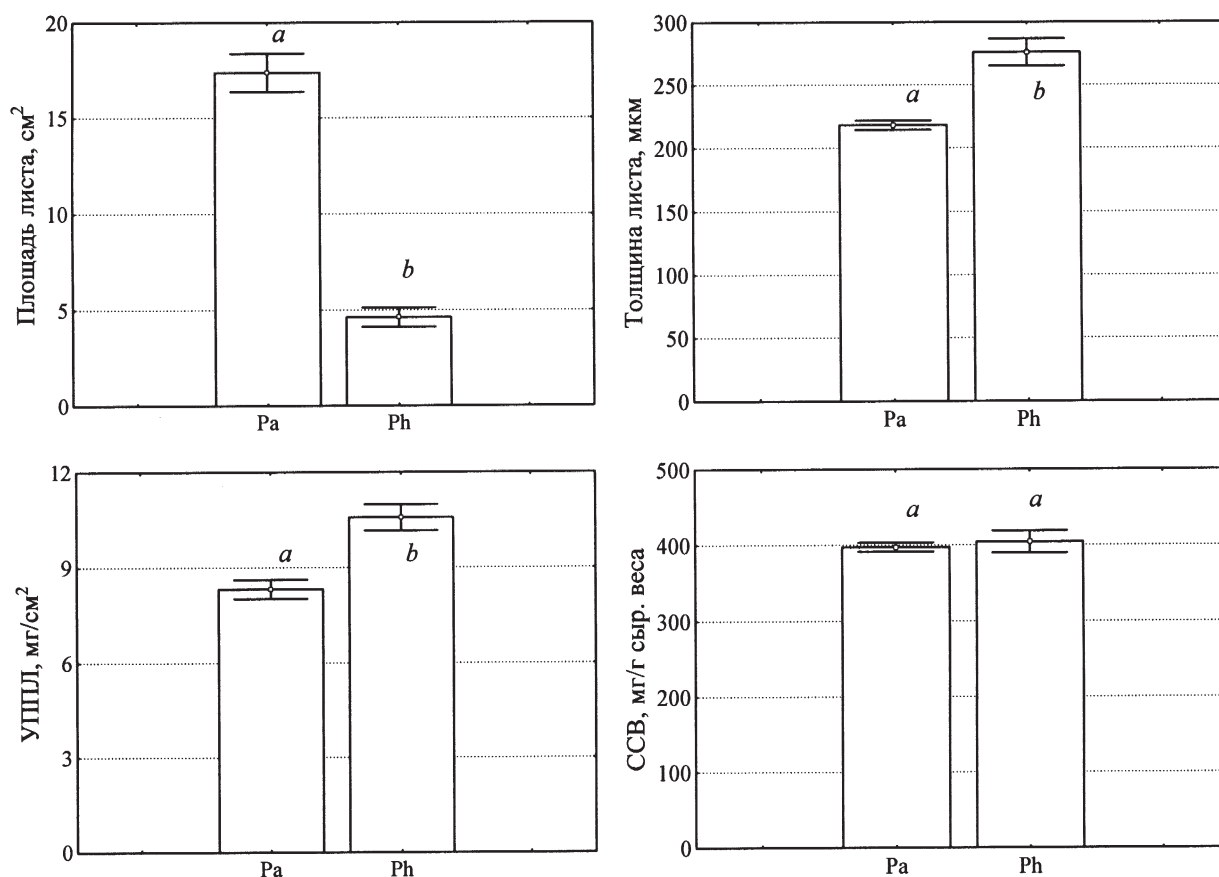


Рис. Листовые параметры у *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (Pa) и *P. australis* var. *humilis* (De Not.) Tzvelev (Ph). УППЛ – удельная поверхностная площадь листа, ССВ – содержание сухого вещества; буквами *a* и *b* обозначена достоверность различий между видами при $p < 0.05$.

P. australis, произрастающего на солончаке в аридных условиях Средней Азии (Пьянков, 1991). Содержание сухого вещества в листе, а также доля эпидермальных и механических тканей были одинаковы у обоих таксонов (табл.). Вместе с тем листья *P. australis* var. *humilis* имели в 1,6 раза меньше проводящих тканей, но на 15 % больше мезофилла, чем у *P. australis*. Кроме того, в мезофилле *P. australis* var. *humilis* существенно возрастала доля ячеистых клеток по сравнению с лопастными. Размеры устьиц верхнего и нижнего эпидермиса у *P. australis* var. *humilis* были на 17 и 14 % меньше, чем у *P. australis* (табл.). Однако возрастание суммарного числа устьиц на единицу поверхности листа в 1,5 раза у *P. australis* var. *humilis* привело к закономерному увеличению максимальной проводимости устьиц на 32 %. Исследования внутривидового варьирования этих параметров у *P. australis* при разном уровне засоления показали обратную тенденцию, а именно, уменьшение проводимости устьиц и скорости газообмена у растений в условиях засоления (Eller et al., 2014).

Таблица

Соотношение тканей в листьях и показатели устьичного аппарата у *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. и *P. australis* var. *humilis* (De Not.) Tzvelev.

Показатель	Таксон	
	<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	<i>P. australis</i> var. <i>humilis</i> (De Not.) Tzvelev
Доля эпидермиса, %	31 ± 1 a	32 ± 1 a
Доля механических тканей, %	6,3 ± 0,2 a	6,3 ± 0,4 a
Доля проводящих тканей, %	23 ± 1 a	15 ± 1 b
Доля мезофилла, %	39 ± 1 a	47 ± 1 b
Доля ячеистых клеток мезофилла, %	59 ± 1 a	71 ± 1 b
Доля лопастных клеток мезофилла, %	41 ± 1 a	29 ± 1 b
Площадь устьица (адаксиальная поверхность), мкм ²	260 ± 5 a	210 ± 6 b
Площадь устьица (абаксиальная поверхность), мкм ²	270 ± 2 a	230 ± 1 b
Плотность устьиц, мм ⁻²	520 ± 10 a	790 ± 10 b
Соотношение устьиц (адаксиальная/абаксиальная)	0,78 ± 0,01 a	0,67 ± 0,04 b
Максимальная проводимость устьиц, моль×м ⁻² ×с ⁻¹	3,5 ± 0,1 a	4,7 ± 0,1 b

Примеч.: Буквами *a* и *b* обозначена достоверность различий между видами при $p < 0.05$.

Таким образом, проведенные нами исследования показали, что *P. australis* var. *humilis* отличался от *P. australis* по структуре листа. *P. australis* var. *humilis* имел мелкие, толстые листья с большой удельной поверхностной плотностью, которые содержали меньше проводящих тканей, но больше мезофилла. Уменьшение размеров устьиц у *P. australis* var. *humilis* компенсировалось увеличением их числа в единице площади листа, что привело к возрастанию максимальной проводимости устьиц. Это должно способствовать увеличению скорости газообмена у *P. australis* var. *humilis* в условиях засоления.

Благодарности. Авторы выражают благодарность сотрудникам совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции РАН за помощь в проведении исследований, а также д. б. н. О. А. Аненхонову (Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН) за консультацию по систематике рода *Phragmites*. Работа выполнена при поддержке РФФИ грант № 15–04–06574.

ЛИТЕРАТУРА

- Галанин А. В. Флора Даурии. Том II (Poaceae, Iridaceae, Juncaceae). – Владивосток: Дальнаука, 2009. – 279 с.
 Грубов В. И. Определитель сосудистых растений Монголии (с атласом). – Л.: Наука, 1982. – 443 с.
 Зверева Г. К. Анатомическое строение мезофилла листьев злаков (Poaceae). – Новосибирск: Изд. НГПУ, 2011. – 201 с.
 Нагалецкий В. Я., Николаевский В. Г. Экологическая анатомия растений. – Краснодар: Кубанский гос. ун-т, 1981. – 88 с.
 Некрасова Г. Ф., Ронжина Д. А., Малева М. Г., Пьянков В. И. Фотосинтетический метаболизм и активность карбоксилирующих ферментов у надводных, плавающих и погруженных листьев гидрофитов // Физиол. раст., 2003. – Т. 50, № 1. – С. 65–75.

Пьянков В. И. Влияние засоления на мезоструктуру фотосинтетического аппарата тростника (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.) в условиях аридной зоны // Экология, 1991. – № 4. – С. 81–83.

Ронжина Д. А., Пьянков В. И. Структура фотосинтетического аппарата листа пресноводных гидрофитов: I. Общая характеристика мезофилла листа и сравнение с наземными растениями // Физиол. раст., 2001a. – Т. 48, № 5. – С. 661–669.

Ронжина Д. А., Пьянков В. И. Структура фотосинтетического аппарата листа пресноводных гидрофитов: II. Количественная характеристика мезофилла листа и функциональная активность листьев с разной степенью погружения // Физиол. раст., 2001b. – Т. 48, № 6. – С. 836–845.

Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. – Л.: Наука, 1976. – 788 с.

Цвелёв Н. Н. О родах тростник (*Phragmites* Adans.) и змеевка (*Cleistogenes* Keng) семейства злаков (Poaceae) в России // Новости сист. высш. раст., 2011. – Т. 43. – С. 30–44.

Чепинога В. В. Флора и растительность водоемов Байкальской Сибири / Под ред. О. А. Аненхонова. – Иркутск: Издательство Института географии им. В. Б. Сочавы СО РАН, 2015. – 468 с.

Eller F., Lambertini C., Nguyen L. X., Brix H. Increased invasive potential of non-native *Phragmites australis*: elevated CO₂ and temperature alleviate salinity effects on photosynthesis and growth // Global Change Biology, 2014. – Vol. 20. – P. 531–543.

Soetaert K., Hoffmann M., Meire P., Starink M., van Oevelen D., van Regenmortel, Cox T. Modeling growth and carbon allocation in two reed beds (*Phragmites australis*) in the Scheldt estuary // Aquatic Botany, 2004. – Vol. 79. – P. 211–234.

Taylor S. H., Franks P. J., Hulme S. P., Spriggs E., Christin P. A., Edwards E. J., Woodward F. I., Osborne C.P. Photosynthetic pathway and ecological explain stomatal trait diversity amongst grasses // New Phytologist, 2012. – Vol. 193. – P. 387–396.